"Los infinitos seres naturales no podrán perfectamente conocerse sino luego que los sabios del país hagan un especial estudio de ellos".

CLAUDIO GAY, Hist. de Chile, I:14 (1848)

Esta revista se terminó de imprimir en los talleres de Editora e Impresora Universidad de Concepcion, EDUDEC, el 30 de junio de 1984, la que solo actua como impresora.

Gayana, Zool. 48(1-2): 3-40, 1984 ISSN 0016-531X

BIOMORFOLOGIA DE LAS LAMPREAS PARASITAS CHILENAS *Geotria australis* GRAY, 1851 Y *Mordacia lapicida* (GRAY, 1851) (PETROMYZONIFORMES)*.

BIOMORPHOLOGY OF THE CHILEAN PARASITIC LAMPREYS *Geotria australis* GRAY, 1851 AND *Mordacia lapicida* (GRAY,1851) (PETROMYZONIFORMES).

Francisco J. Neira

INDICE

Pág.

RESUMEN 4
ABSTRACT 4
INTRODUCCION 4
— Antecedentes y objetivos 4
— Situación sistemática de las lampreas de Chile 5
MATERIALES Y METODOS 6
— Material estudiado 6
— Caracteres taxonómicos 6
— Caracteres externos 7
— Caracteres internos 7
— Morfometría 7
— Descripción y terminología de la dentición 9
RESULTADOS 10
— Descripción de las fases de desarrollo 10
— Fase ammocoetes 10
— Fase macroftalmia 11
— Fase hipermetamórfica 12
— Fase adulta 13
— Variación de la dentición durante las fases de desarrollo 16
— Variación de la longitud total y proporciones corporales durante las fases de desarrollo 16
— Clave para separar las especies de lampreas chilenas según sus fases de desarrollo 22
— Distribución geográfica de las lampreas en Chile 23
— Consideraciones generales acerca del ciclo de vida de las lampreas en Chile 24
DISCUSION 26
— Aspectos morfológicos 26
— Metamorfosis 28
— Dentición 29
AGRADECIMIENTOS 30
BIBLIOGRAFIA 30
TABLAS 33

* Resumen de la tesis para optar al título de Biólogo Marino de la Universidad de Concepción, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Biológicas y de Recursos Naturales, Casilla 2407, apartado 10, Concepción.

RESUMEN

Se efectuó un estudio morfológico comparativo de las fases de desarrollo de las lampreas parásitas chilenas *Geotria australis* Gray y *Mordacia lapicida* (Gray). El material utilizado en este estudio incluye ejemplares preservados y muestras colectadas en aguas continentales. Para ambas especies se describen cuatro principales fases de desarrollo: ammocoetes, macroftalmia, hipermetamórfica y adulta.

Las larvas ammocoetes son filtradoras micrófagas y viven enterradas a lo largo de las márgenes de los ríos. Los ammocoetes de ambas especies son morfológicamente similares, diferenciándose principalmente en la posición de la cloaca, número de miómeros del tronco, patrón de pigmentación del cuerpo y número de divertículos digestivos. Después del período larval sufren metamorfosis y migran al océano (fase macroftalmia), donde transcurre la fase parásita (fase hipermetamórfica). Más tarde retornan a los ríos a desovar y morir (fase adulta).

Durante el transcurso de las fases postlarvales de ambas especies ocurren cambios significativos en la pigmentación del cuerpo, posición de la segunda aleta dorsal, proporciones corporales y modelo de dentición.

Se incluyen consideraciones generales acerca de sus ciclos de vida, distribución geográfica en Chile y comparaciones de las especies chilenas con las formas australianas *Geotria australis* Gray y *Mordacia mordax* (Richardson).

ABSTRACT

A comparative morphological study of the development stages of Chilean Parasitic lampreys, *Geotria australis* Gray and *Mordacia lapicida* (Gray) was carried out, both on preserved and freshly collected specimens. Both species have four characteristic phases: ammocoetes, macrophthalmia, hypermetamorphic and adult.

The ammocoetes larvae are microphagous filter-feeding which live burrowed along the river margins. Ammocoetes in both species are very similar in general shape, but differences can be found in the position of the vent, the number of trunk myomeres, the pattern of the body pigmentation and the number of digestive diverticula. After the larval period, specimens migrate downstream to the ocean (macrophthalmia stage), where the parasitic phase takes place (hypermetamorphic stage). Later, the specimens return to the fresh water initiating the reproductive upstream migration (adult stage). During the postlarval stages, significant changes occur in both species mainly including: body pigmentation, position of second dorsal fin, variation in body proportions and dentition model.

General considerations on their life cycles, the geographic distribution in Chile and some comparisons between Chilean species and the Australian *Geotria australis* Gray and *Mordacia mordax* (Richardson) are also included.

KEY WORDS: Cyclostomi, Petromyzoniformes, Biomorphology, South Hemisphere Lampreys, *Geotria*, *Mordacia*, Chile.

INTRODUCCION

Antecedentes y objetivos.

Las lampreas (Cyclostomi: Petromyzoniformes) han sido separadas en 3 familias diferentes: Petromyzonidae, que incluye todas las especies que habitan en el Hemisferio Norte (holárticas) y Geotriidae y Mordaciidae, cuyos representantes se restringen sólo a ciertas zonas del Hemisferio Sur (Hubbs y Potter, 1971; Potter, Prince y Croxal, 1979). Esta distribución de tipo antitropical obedece a la máxima temperatura a la cual las larvas ammocoetes pueden sobrevivir, entre 28 y 32°C (Potter, 1980a).

Según su ciclo de vida, las lampreas han sido separadas en 3 categorías: "parásitas de agua dulce", cuya fase parásita tiene lugar en aguas dulces; "no parásitas", exclusivamente de aguas dulces, no se alimentan durante el período postlarval; y "parásitas anádromas", las cuales migran al océano donde llevan a cabo su fase parásita (Hubbs y Potter, 1971; Potter, 1970, 1980a; Potter, Hilliard y Bird, 1980).

Entre las 35 especies de lampreas holárticas (Petromyzonidae) se incluyen 14 parásitas y 21 no parásitas; las del Hemisferio Sur incluyen 3 especies parásitas anádromas, *Geotria australis* Gray, *Mordacia lapicida* (Gray) y *Mordacia mordax* (Richardson) y una no parásita, *Mordacia praecox* Potter (Strahan, 1960; Potter y Strahan, 1968; Potter, Lanzing y Strahan, 1968; Potter, 1970, 1980a; Hubbs y Potter, 1971).

La lamprea *Geotria australis* Gray, único representante de la familia Geotriidae, se encuentra distribuido exclusivamente en el Hemisferio Sur, en aguas continentales de Tasmania y del sur de Australia, Nueva Zelandia, Chile, Argentina y las islas Malvinas y Georgias del Sur en el Atlántico Austral (Gray, 1851; Ivanova-Berg, 1968; Potter y Strahan, 1968; Hubbs y Potter, 1971; Potter et al., 1979, 1980; Potter 1980a). La familia Mordaciidae contiene sólo el género *Mordacia* y las especies parásitas anádromas *Mordacia mordax* (Richardson), distribuida en el sur de Tasmania y Australia (Potter y Strahan, 1971; Potter, 1970, 1980a) y *Mordacia lapicida* (Gray), endémica de Chile, desde Valparaíso hasta Tierra del Fuego (De Buen, 1961; Sielfeld, 1976; Pequeño, 1977; Arratia, 1981); el tercer representante de la familia, la especie dulceacuícola no parásita *Mordacia praecox* Potter, se encuentra exclusivamente en los ríos Moruya y Tuross, al sur de New South Wales, en Australia (Potter, 1980, 1980a; Hubbs y Potter, 1971).

El ciclo de vida de las lampreas parásitas anádromas comprende dos fases tróficas divergentes, una fase larval (estado ammocoetes) y una activa fase parásita marina. Las larvas ammocoetes son filtradoras micrófagas y viven enterradas en el fango a lo largo de las márgenes de los ríos. Después del período larval sufren metamorfosis y migran al océano (estado macroftalmia) donde transcurre la fase parásita (estado hipermetamórfico). Durante esta fase marina se alimentan de los fluidos y tejidos corporales de hospedadores tales como peces teleósteos que se desplazan en cardúmenes (Potter et al., 1979, 1980). Después de este período trófico retornan a los ríos a desovar y morir (estado adulto).

En Chile, los estudios sobre nuestras lampreas son reducidos. La cantidad de trabajos publicados hasta ahora puede resumirse en catálogos ictiológicos y listas sistemáticas (Reed, 1897; Delfin, 1899; Oliver, 1936, 1943; Mann, 1954; De Buen, 1959; Campos, 1973; Bahamonde y Pequeño, 1975; Pequeño, 1977; Arratia, 1981), estudios histológicos (Henckel, 1944), registros (Sielfeld, 1976) y el gran aporte efectuado por De Buen (1961) en su revisión de ciclóstomos chilenos. Aparte de esta revisión, ningún otro detallado estudio acerca de *Geotria australis* y *Mordacia lapicida* se ha llevado a cabo desde entonces en nuestro país.

El objetivo de este estudio es describir en forma comparativa las principales fases de desarrollo del ciclo de vida de ambas especies; dar a conocer los principales caracteres morfológicos, biométricos y de la dentición utilizados en estudios taxonómicos y poblacionales de lampreas y su variación durante los diferentes estados metamórficos; entregar información acerca de la distribución geográfica de ambas especies en Chile y establecer comparaciones entre las especies chilenas y las formas australianas *Geotria australis* Gray y *Mordacia mordax* (Richardson).

Situación sistemática de las lampreas de Chile.

Las lampreas del Hemisferio Norte han sido siempre incluidas por numerosos autores dentro de la familia Petromyzonidae (Regan, 1911; Bigelow y Shröeder, 1948; Fontaine, Damas, Rochon-

Duvignead y Pasteels, 1958; Hubbs y Potter, 1971; Nelson, 1976; Potter et al., 1979, 1980; Potter, 1980a). Por el contrario, hasta hace algún tiempo existía gran desacuerdo en relación a la situación sistemática de las especies del Hemisferio Sur. Algunos autores incluyen a *Geotria y Mordacia* dentro de la familia Petromyzonidae (Gray, 1851; Regan, 1911; Campos, 1973). Otros taxónomos consideran dentro de Petromyzonidae las subfamilias Petromyzoninae y Caragolinae, donde incluyen a *Geotria y Mordacia (= Caragola)* respectivamente (Norman, 1957). Hopkins y McDowall (1970) mencionan la subfamilia Geotrinae, donde incluyen ambos géneros. Algunos autores incluyen a *Geotria* dentro de la familia Petromyzonidae y a *Mordacia* dentro de Mordaciidae (Bigelow y Shröeder, 1948; Bahamonde y Pequeño, 1975; Pequeño 1977); en cambio otros (De Buen, 1961; Arratia, 1981), incluyen ambos géneros en la familia Geotriidae.

Potter y Strahan (1968), basados en caracteres anatómicos y morfológicos de las lampreas holárticas y los géneros del Hemisferio Sur, propusieron la división de la familia Petromyzonidae en las subfamilias Petromyzoninae, Geotriinae y Mordaciinae. En Petromyzoninae incluyeron todos los géneros holárticos; en Geotriinae y Mordaciinae *Geotria y Mordacia*, respectivamente. Sin embargo, Hubbs y Potter (1971) al considerar un mayor número de caracteres distintivos (i.e., modelo electroforético de hemoglobina y número de cromosomas), sugieren la separación del grupo a nivel de familia. De esta forma proponen las familias Petromyzonidae, Geotriidae y Mordaciidae. Dicha clasificación ha sido actualmente aceptada por los especialistas del grupo (Potter et al., 1979, 1980; Potter, 1980a) y se incluye en ella la nueva familia Mayomyzonidae, cuya única especie, *Mayomyzon pieckoensis*, corresponde al único petromyzoniforme fósil hallado hasta ahora.

La taxonomía de las lampreas del Hemisferio Sur, *Geotria y Mordacia*, ha sido detalladamente estudiada por De Buen (1961), Potter y Strahan (1968) y Hubbs y Potter (1971). Todos los problemas sistemáticos del grupo han derivado de los considerables cambios morfológicos sufridos por las especies durante su ciclo de vida, principalmente las del Hemisferio Sur. Tales cambios incluyen, entre otros, la forma del cuerpo y la dentición. Debido a esto, numerosos géneros (i.e., *Ammocoetus, Macrophthalmia, Velasia, Exomegas*) y especies (i.e., *Geotria chilensis, G. saccifera, G. macrostomus*) fueron descritas (Gray, 1851; Regan, 1911; Norman, 1957; Potter y Strahan, 1968). Revisiones y estudios al respecto lograron finalmente aclarar el dilema sistemático de las lampreas del Hemisferio Sur (Strahan, 1959, 1960; De Buen, 1961; Potter y Strahan, 1968; Hubbs y Potter, 1971; Potter, 1980a).

MATERIALES Y METODOS

Material estudiado.

En el presente estudio se utilizó principalmente material proveniente del Museo Zoológico de la Universidad de Concepción (MZUC) y del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). El resto del material estudiado fue obtenido en terreno, fijado en formalina 10% y posteriormente preservado en alcohol 70% (río Andalién, Concepción: MZUC Nº 16105, 16389 y 16390).

Caracteres taxonómicos.

Los caracteres taxonómicos utilizados en el estudio de las lampreas del Hemisferio Sur (Geotriidae y Mordaciidae) han sido descritos detalladamente por Regan (1911), Maskel (1931), Strahan (1959, 1960), De Buen (1961), Potter y Strahan (1968), Potter et al. (1968), Strahan y Maclean (1969), Potter (1970), Hubbs y Potter (1971), Potter (1980a) y Potter et al. (1980).

Estos caracteres incluyen, entre otros, el número de miómeros del tronco, la ubicación, disposición y forma de los odontoides circumolares y láminas linguales del disco bucal, posición de la cloaca respecto de la segunda aleta dorsal y medidas proporcionales de varias partes del cuerpo, tales como las regiones prebranquial, branquial, del tronco y caudal (Hubbs y Potter, 1971; Potter et al., 1980a). La mayoría de ellos han sido adaptados de los estudios realizados en las lampreas del Hemisferio Norte (Petromyzonidae) (Bigelow y Shröeder, 1948; Fontaine et al., 1958; Vladykov, 1955; Vladykov y Kott, 1978, 1980) y su utilización en el estudio de las lampreas del Hemisferio Sur ha sido de gran relevancia para el conocimiento del grupo.

Caracteres externos.

Los caracteres externos utilizados en este estudio incluyen el número de miómeros del tronco, contabilizados en el lado izquierdo de cada ejemplar, desde la última (séptima) abertura branquial hasta el margen posterior de la cloaca; patrón de pigmentación; posición de la cloaca en relación a la segunda aleta dorsal; relación entre la segunda aleta dorsal y la aleta caudal; y poros de la línea lateral anterior.

Caracteres internos.

Se efectuaron observaciones comparativas del digestivo medio (postbranquial) en los ammocoetes de ambas especies, en relación al número de divertículos digestivos. Este carácter, importante en el reconocimiento específico de los ammocoetes, fue dado a conocer detalladamente para *G. australis* por Maskel (1931) y luego descrito para *M. mordax* por Strahan y Maclean (1969). Es utilizado por Potter y Strahan (1968) como una de las características anatómicas para separar *Mordacia y Geotria* y finalmente por Hubbs y Potter (1971) como carácter para distinguir entre Mordaciidae y Geotriidae.

Morfometría.

Las proporciones corporales representan un importante carácter sistemático y ayudan a caracterizar las diferentes fases de desarrollo. Es frecuente que estas proporciones cambien durante la maduración sexual, como lo indican estudios en las formas australianas (Potter y Strahan, 1968).

Las principales medidas morfométricas efectuadas en ambas especies fueron modificadas de Potter (1980a) y Vladykov y Kott (1980) para ammocoetes y fases postlarvales y se entregan en relación al porcentaje (%) de la longitud total (LT) (Fig. 1):

L.T. : **longitud total**, desde el margen anterior del labio superior hasta el extremo final de la aleta caudal.

d-a : **longitud preanal**, la distancia medida desde el margen anterior del labio superior hasta el margen posterior de la cloaca.

d-B_1 : **longitud prebranquial**, la distancia medida desde el margen anterior del labio superior hasta el margen anterior de la primera abertura branquial.

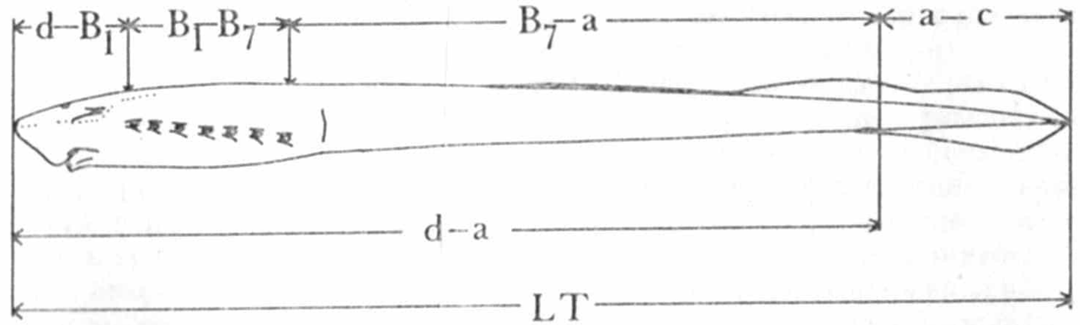


FIGURA 1. Principales medidas utilizadas en este estudio para ammocoetes y fases postlarvales (modificado de Potter, 1980a; Vladykov y Kott, 1980): LT = longitud total; d - a = longitud preanal; d - B_1 = longitud prebranquial; B_1 - B_7 = longitud branquial; B_7 - a = longitud del tronco; a - c = longitud caudal.

B_1-B_7: **longitud branquial**, la distancia medida desde el margen anterior de la primera abertura branquial hasta el margen posterior de la última (séptima) abertura branquial.

B_7-a : **longitud del tronco**, distancia medida desde el margen posterior de la última (séptima) abertura branquial hasta el margen posterior de la cloaca.

a-c : **longitud caudal**, distancia desde el margen posterior de la cloaca hasta el extremo posterior de la aleta caudal.

Para reconocer las variaciones que se llevan a cabo en otras regiones corporales durante la metamorfosis, se efectuó una serie de medidas adicionales (en mm) sobre ejemplares en fases postlarvales (Fig. 2). Las simbologías y nomenclatura de las medidas adicionales fueron tomadas y modificadas de Potter (1980a) y Potter **et al.** (1980) y representan los diferentes parámetros biométricos tomados en cada ejemplar:

d : **diámetro oral**, diámetro del disco bucal, medido entre los puntos extremos dorsal y ventral del disco. Se expresa en porcentaje (%) de la longitud prebranquial (d-B_1).

d-o : **longitud del hocico**, distancia medida entre el extremo anterodorsal del disco oral y el margen anterior del ojo. Se expresa en porcentaje (%) de la longitud prebranquial (d-B_1).

Ab : **altura branquial**, altura máxima de la región branquial.

At : **altura del tronco**, altura máxima de la región del tronco, anterior a la insersión de la primera aleta dorsal.

ld : **longitud aleta dorsal**, longitud basal de la aleta dorsal (1ª y 2ª), medida en toda su extensión.

hd : **altura aleta dorsal**, altura máxima de la aleta dorsal (1ª y 2ª), medida entre la base y el borde más alto).

d_1-d_2: **espacio interdorsal**, distancia medida entre el término de la primera aleta dorsal y el inicio de la segunda aleta dorsal.

d_2-c : **espacio dorsal$_2$-caudal**, distancia medida entre el término de la segunda aleta dorsal y el inicio de la aleta caudal (medido para *Geotria*).

ld_2-c : **longitud dorsal-caudal**, distancia medida entre el inicio de la segunda aleta dorsal y el extremo final de la aleta caudal (medido para *Mordacia*).

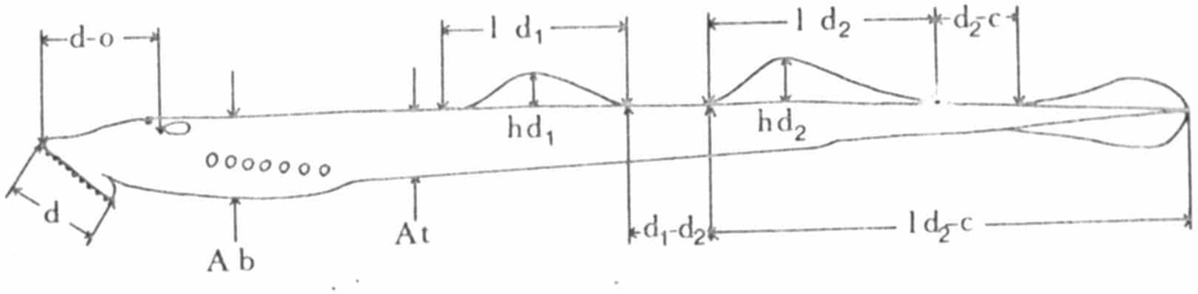


FIGURA 2.

Medidas adicionales utilizadas en este estudio, para ejemplares en fases postlarvales (modificado de Potter, 1980a y Potter *et al.*, 1980): d = diámetro oral; d-o = longitud del hocico; Ab = altura branquial; At = altura del tronco; ld = longitud aleta dorsal; hd = altura aleta dorsal; d_1-d_2 = espacio interdorsal; d_2 - c = espacio dorsal$_2$ - caudal; ld_2 - c = longitud dorsal-caudal.

Descripción y terminología de la dentición.

La dentición de las lampreas representa una característica exclusiva y relevante de estas primitivas formas, tanto desde el punto de vista taxonómico como filogenético (Hubbs y Potter, 1971; Potter, 1980a). Aunque ha habido gran discrepancia en la terminología de las series de odontoides del aparato bucal de lampreas, algunos autores (Potter y Strahan, 1968; Potter **et al.**, 1968; Hubbs y Potter, 1971; Vladykov y Kott, 1978; Potter, 1980a; Potter **et al.**, 1980) han entregado una completa nomenclatura y descripción de la dentición para Petromyzonidae, Geotriidae y Mordaciidae. En la descripción de la dentición de *G. australis y M. Lapicida*, se siguió la nomenclatura propuesta por Hubbs y Potter (1971) y Potter (1980a). La simbología utilizada se muestra en un disco bucal generalizado, modificado de Fontaine **et al.** (1958) y De Buen (1961) para los géneros *Geotria y Mordacia* (Fig. 3):

Láminas linguales (LLT y LLL): corresponden a las láminas multicúspides de la lengua, formada por una lámina longitudinal transversal (LLT), en la región antero-ventral del esófago y un par de láminas longitudinales linguales (LLL) ubicadas detrás de LLT.

Láminas orales (LS y LI): incluye las láminas supraoral e infraoral:

—**Lámina supraoral** (LS): corresponde a la(s) lámina(s) dentaria(s) que se ubica en el margen frontal superior de la abertura del esófago, bajo o entre los circumolares anteriores.

—**Lámina infraoral** (LI): corresponde a la lámina dentaria que se ubica inmediatamente por debajo de LLT, en el margen frontal inferior de la abertura del esófago, sobre la serie circumoral posterior.

Serie circumoral (SC): corresponde a los odontoides que forman series radiales, continuas o discontinuas, alrededor de la abertura del esófago, por fuera de LS y LI dentro del disco oral. Se dividen en las series: circumorales anteriores (CA), circumolares laterales (CL) y circumoral posterior (CP).

Circumolar antero-medio (CAM): correspoonde al odontoide ubicado en el centro de la serie CA y que no constituye serie ni placa multicúspide.

Marginales (MG): corresponden a aquellos odontoides que se ubican en la periferia del disco bucal, inmediatamente adyacentes a las series circumolares pero que no forman parte de éstas.

Papilas marginales (PM): corresponden a elementos que sobresalen del margen del disco y que no constituyen elementos córneos a modo de odontoides. Algunos autores (Potter **et al.**, 1968) los denominan cirros circumorales. Puede ser del tipo carnoso (papilas marginales carnosas) o laminares-digitadas.

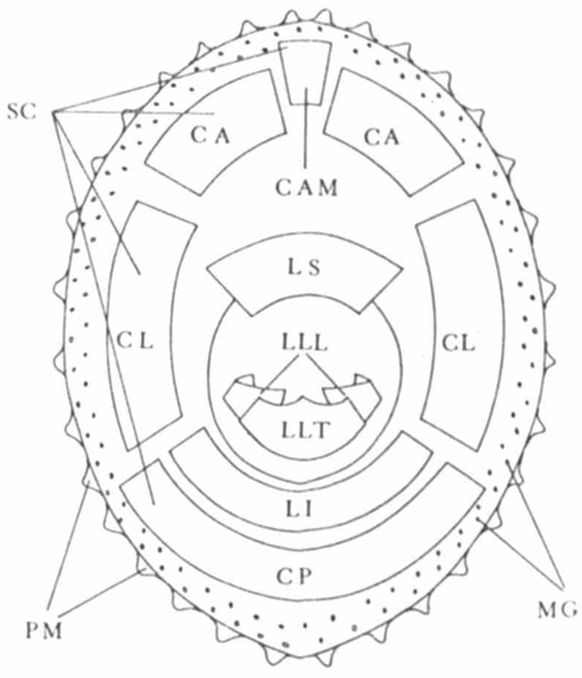


FIGURA 3.

Esquema de la disposición de las placas dentarias, odontoides y papilas orales de un petromyzoniforme, modificado por los géneros *Geotria y Mordacia:* LS = lámina supraoral; LLT = lámina lingual transversal; LLL = lámina lingual longitudinal; LI = lámina infraoral; SC = serie circumoral; CA = circumoral anterior; CL = circumoral lateral; CP = circumoral posterior; CAM = circumoral anteromedio; MG = marginales; PM = papilas marginales.

RESULTADOS

El ciclo de vida de las lampreas parásitas chilenas *G. australis y M. lapicida* comprende 4 etapas principales de desarrollo: las fases ammocoetes, macroftalmia, hipermetamórfica y adulta (maduro sexualmente). Cada estado difiere significativamente entre sí y posee características determinadas principalmente por el tipo de hábitat donde se desarrollan, tipo de alimentación y etapa del ciclo de vida.

Descripción de las fases de desarrollo.

FASE AMMOCOETES.

Al estado larval, ambas especies poseen muchas características en común. Siete aberturas branquiales se abren en un surco lateral en la región branquial; los ojos son poco aparentes aún y se distinguen en la región prebranquial sólo como manchas oculares. El aparato bucal, especializado en este estado para la alimentación por filtración, está compuesto por dos prolongaciones anteriores a modo de labios, de tal manera que la boca no queda cerrada como un embudo bucal; el labio superior se extiende lateralmente hacia la región ventral, formando un borde curvo a cada lado; el labio inferior es recto, no se prolonga hacia adelante y queda cubierto por el superior; no se observan papilas marginales en el borde de los labios. En el interior de la boca se disponen numerosos cirros orales; no hay láminas dentarias ni odontoides.

La primera aleta dorsal está apenas esbozada y la segunda aleta dorsal se continúa con la caudal en ambas especies.

El patrón de pigmentación general es bastante similar en ambas larvas ammocoetes. La superficie dorsal y parte de la región latero-dorsal del cuerpo de los ammocoetes es marcadamente oscura; la cara ventral y región latero-ventral del tronco presentan un color pardo amarillento. La región branquial presenta sus regiones ventral y latero-ventrales de color rojo, debido a la presencia de abundantes vasos sanguíneos subcutáneos que irrigan los sacos branquiales. Sin embargo, se establecen diferencias de pigmentación en la zona dorsal de la región prebranquial, zona ventral del labio inferior y en los pliegues de las aletas anal, caudal y segunda dorsal.

Material examinado.

G. australis Gray: 3 ej. (77,0-70,0 mm), MZUC 3034, río Santo Domingo, Valdivia, agosto 1976; 10 ej. (46,0-35,0 mm) MZUC 2786, río Carampangue, Arauco, marzo 1976; 27 ej. (85,0-46,0 mm), MZUC 3043, Las Cruces, Purranque, octubre 1961.

M. lapicida (Gray): 40 ej. (146,0-45,5 mm), MZUC 16105, ribera sur del río Andalién, a la altura del km. 13, Concepción, agosto 1981.

Diagnosis.

Geotria australis Gray (Fig. 4 Am; Tabla III

LT 85,0-35,0 mm ($\bar{X}$=61,1 mm); 76-66 miómeros en la región del tronco ($\bar{X}$=71). Cloaca bajo el origen de la segunda aleta dorsal. Extremo posterior de la aleta caudal redondeado. Aletas anal, caudal y segunda dorsal desprovistas de pigmento. Zona ventral del labio inferior sin banda transversa pigmentada; superficie dorsal de la región prebranquial con una pequeña zona despigmentada que incluye el orificio nasal. No se visualizan poros de la línea lateral. Digestivo medio (postbranquial) con dos divertículos digestivos (Fig. 6a).

Mordacia lapicida (Gray) (Fig. 5 Am; Tabla III)

LT 146,0-45,5 mm ($\bar{X}$=88,5); 83-76 miómeros en la región del tronco ($\bar{X}$=79). Cloaca posterior al origen de la segunda aleta dorsal. Extremo posterior de la aleta caudal agudo. Aletas anal, caudal y segunda dorsal densamente pigmentadas desde su base. Zona ventral del labio inferior con una banda transversal pigmentada; superficie dorsal de la región prebranquial con una pequeña zona despigmentada, que no alcanza al orificio nasal. Poros de la línea lateral ubicados a ambos lados de la región prebranquial e inicio de la región branquial; corresponden a una serie anterior de 3 poros sobre el labio superior, una serie preocular de 7-8 poros que se continúa inmediatamente bajo el rudimento de ojo y una serie postocular superolateral, de 8-10 poros. Digestivo medio (postbranquial) con un divertículo digestivo (Fig. 6b).

FASE MACROFTALMIA.

En ambas especies, esta fase se caracteriza principalmente por el desarrollo del ojo en la región prebranquial, hecho relacionado con la nominación de este estado. Se desarrolla el aparato bucal, totalmente cerrado en su contorno y se observa la formación de odontoides y láminas dentarias córneas. Desaparecen los labios que constituyen la boca en la fase precedente y se desarrollan papilas marginales en el borde del embudo bucal. Se observan también cambios importantes en la pigmentación general del cuerpo y ubicación de las aletas dorsales. Las aberturas branquiales no se disponen en un surco longitudinal.

A partir de esta fase se establece el modelo general de dentición propio de cada especie, sujeto a variaciones durante los estados siguientes. En ambas especies se distinguen morfológicamente los estados iniciales (macroftalmia temprana) y los estados terminales (macroftalmia avanzada), los que principalmente se diferencian por el tamaño corporal (longitud total) y el grado de modificación de odontoides y láminas dentarias.

Material examinado.

G. australis Gray: 3 ej. (93,0-90,4 mm), MZUC 3034, río Santo Domingo, Valdivia, agosto 1976; 2 ej. (121,0-114,0 mm), MZUC 16389, bajo el puente Andalién, río Andalién, Concepción, julio 1981.

M. lapicida (Gray): 26 ej. (155,0-111,0), MZUC 16390, ribera sur y norte río Andalién, entre km. 10 y puente Andalien, Concepción, marzo 1982; 1 ej. (175,00 mm) MZUC 16386, bahía Coliumo, octubre 1980; 1 ej. (143,0 mm), MZUC 16387, bahía Concepción, mayo 1980.

Diagnosis.

Geotria australis Gray (Fig 4 Ma y 7 Ma; Tabla IV)

LT 121,0-90,4 mm ($\bar{X}$=101,9 mm); 76-72 miómeros en el tronco ($\bar{X}$=74). Ojos desarrollados, laterales. Segunda aleta dorsal totalmente separada de la aleta caudal; cloaca ubicada bajo el origen de la segunda aleta dorsal; pliegues de las aletas dorsales, caudal y anal poco pigmentados; extremo de la aleta caudal redondeado. Regiones dorsal y dorsolateral del cuerpo notoriamente oscuras, debido a la presencia de una franja pigmentada oscura que recorre toda la región dorsal en sentido longitudinal, seguida por ambos costados de una franja verde-azul e inmediatamente otra oscura; regiones laterales y ventral del cuerpo con tonalidad plateada; borde anterior de la primera y segunda aleta dorsal con una franja verde-azul. Poros de la línea lateral visibles en la región prebranquial y branquial.

Boca ínfera, oval (Fig. 7 Ma); abertura bucal pequeña, con numerosas papilas marginales, carnosas y laminares-digitadas muy unidas en el borde; un par de notorias papilas marginales alargadas, que sobresalen de los bordes laterales de la boca. Láminas dentarias supra e infraoral insertas en el borde de la abertura del esófago; LS única, cuadricúspide, formada por dos cúspides laterales externas espatuladas y dos centrales agudas; LI única, alargada, generalmente de 9 cúspides (10-9) (Tabla VII). Láminas linguales desarrolladas, insertas en el pistón lingual; LLT tricúspide, la central de mayor altura; LLL cuadricúspides, situadas detrás de LLT. Todas las láminas y cúspides de color amarillo claro, levemente cornificadas. Numerosas papilas precursoras de los odontoides de la serie circumoral convergentes hacia la abertura del esófago; no se observan odontoides ni zonas circumorales defini-

das (serie circumoral continua). Sin odontoides marginales.

Mordacia lapicida (Gray)

Macroftalmia temprana (Fig. 5 Mt; Tabla IV).

LT 155,0-111,0 mm ($\bar{X}$=132,0 mm); 84-78 miómeros en el tronco ($\bar{X}$=81). Ojos desarrollados, laterales. Segunda aleta dorsal continua con la caudal; cloaca posterior al origen de la segunda aleta dorsal; contorno de la aleta caudal agudo. Tonalidad del cuerpo similar al modelo de la fase ammocoetes; primera aleta dorsal desarrollada, pigmentada en su base; pliegues de las aletas anal, caudal y segunda dorsal densamente pigmentados; zona despigmentada alrededor de la abertura nasal.

Boca ínfera, oval; abertura bucal pequeña, rodeada de numerosas papilas marginales poco aparentes; sin odontoides ni láminas dentarias; zonas precursoras de las láminas supraorales y series circumorales notorias; pistón lingual con precursores de las láminas linguales desarrollados.

Macroftalmia avanzada (Fig. 5 Ma y 8 Ma; Tabla IV)

LT 175,0-143,0 mm ($\bar{X}$=159,0 mm); 79 miómeros en el tronco. Ojos en posición dorso-lateral. Segunda aleta dorsal continua con la caudal; cloaca posterior al origen de la segunda aleta dorsal; contorno de la aleta caudal agudo. Cuerpo más oscuro que en el estado anterior; primera aleta dorsal pigmentada en su base; aletas anal, caudal y segunda dorsal densamente pigmentadas.

Embudo bucal desarrollado, oval; abertura bucal ensanchada, con numerosas papilas marginales en el borde (Fig. 8 Ma). Láminas supra e infraoral insertas fuera del borde de la abertura del esófago; dos LS tricúspides; LI curva, con 9 cúspides (13-9), inserta bajo el margen ventral de la abertura del esófago (Tabla VIII); LLT triangular multicúspide, con dos pequeñas cúspides laterales sobresalientes; LLL curvas multicúspides, ubicadas detrás de LLT. Serie circumoral desarrollada, formada por 30 placas ordenadas en forma radial alrededor de la abertura del esófago; sin odontoide CAM; cada mitad del aparato bucal con 4 placas CA tricúspides, 4 CL cuadricúspides y 7 placas CP alargadas con 3 (4-3) cúspides; todas las cúspides de color amarillo oscuro, bien cornificadas. MG pequeños y poco aparentes alrededor de la serie circumoral.

FASE HIPERMETAMORFICA.

Esta fase es morfológicamente similar a la anterior en ambas especies; las principales variaciones se observan en la longitud total, desarrollo del aparato bucal y dentición de los ejemplares. Otros cambios incluyen la pigmentación general del cuerpo y aletas.

Material examinado.

G. australis Gray: 4 ej. (570,0-445,0 mm), MNHN 5705, Temuco, octubre 1970; 4 ej. (540,0-470,0 mm), MNHN 5706, Temuco, octubre 1970.

M. lapicida (Gray): 6 ej. (247,0-185,0 mm), MZUC 4381, bahía Concepción, Talcahuano, mayo 1963; 1 ej. (200,0 mm), MZUC 16391, bahía Concepción, mayo 1980; 1 ej. (275,0 mm), MZUC 16385, bahía Coliumo, mayo 1981.

Diagnosis.

Geotria australis Gray (Fig. 4 Hi y 7 Hi; Tabla V).

LT 570,0-445,0 mm ($\bar{X}$=504,1 mm); 78-70 miómeros en el tronco ($\bar{X}$=74). Ojos en posición lateral. Segunda aleta dorsal totalmente separada de la aleta caudal; cloaca bajo el origen de la segunda aleta dorsal; pliegues de las aletas dorsales, anal y caudal pigmentados; contorno de la aleta caudal redondeado. Franjas dorsales longitudinales oscuras y verde-azules poco aparentes, se confunden con el tono pizarra del cuerpo.

Embudo bucal desarrollado, rodeado por papilas marginales laminares-digitadas alternadas con papilas marginales carnosas (Fig. 7 Hi). LS cuadricúspide, dos cúspides laterales externas espatuladas y dos centrales agudas; LI única, con 11 (15-9) cúspide (Tabla VII). LLT tricúspide, las cúspides laterales notoriamente desarrolladas, la central más pequeña; LLL cuadricúspides, situadas detrás de LLT. Serie circumoral continua, formada por odontoides dispuestos en forma convergente hacia la abertura del esófago. MG ausentes. Todas las láminas, cúspides y odontoides de color amarillo, bien cornificadas.

Mordacia lapicida (Gray) (Fig. 5 Hi y 8 Hi; Tabla V).

LT 275,0-185,0 mm ($\bar{X}$=220,0 mm); 83-78 miómeros en el tronco ($\bar{X}$=81). Ojos en posición dorso-lateral. Segunda aleta dorsal continua con la aleta caudal; cloaca posterior al origen de la segunda aleta dorsal; extremo de la aleta caudal agudo. Primer aleta dorsal pigmentada en su base, aletas anal, caudal y segunda dorsal densamente pigmentadas.

Embudo bucal desarrollado, rodeado por papilas marginales carnosas (Fig. 8 Hi). Dos LS triangulares, tricúspides; 9 cúspides en la LI, la central más sobresaliente. LLT triangular multicúspide con dos cúspides laterales sobresalientes; dos LLL multicúspides, curvas, ubicadas detrás de LLT. Serie circumoral formada por 28 placas circumorales y un odontoide CAM, ordenadas en forma radial alrededor de la abertura del esófago; en cada mitad del aparato bucal se disponen 4 placas CA con 3 (4-3) cúspides, 4 placas CL con 4 (5-3) cúspides y 6 placas CP alargadas con 3 (4-3) cúspides (Tabla VIII); MG desarrollados, en 1 ó 2 corridas en la periferia del disco bucal; todas las placas, cúspides y odontoides de color amarillo oscuro, bien cornificadas.

FASE ADULTA.

Esta fase se caracteriza principalmente por la formación de una bolsa gular antero-ventral, muy desarrollada en ejemplares machos, el gran desarrollo del aparato bucal y las notorias variaciones en la dentición de ambas especies. Particularmente llama la atención el desprendimiento de placas y odontoides circumorales y la variación en el número de cúspides de las láminas linguales. La bolsa gular, que aparentemente no está comunicada con el interior del cuerpo, también puede formarse en ejemplares hembras (MZUC N° 16001), aunque su desarrollo es leve. Otros cambios pueden advertirse en la longitud total y pigmentación general del cuerpo.

Material examinado.

G. australis Gray: 1 ej. (490 mm), MZUC 4550, estero Las Piedras, San Fabián de Alico, Chillán, febrero 1974; 1 ej. (435 mm), MZUC 2784, río Maullín, Las Quemas, Puerto Montt, febrero 1979; 1 ej. (405 mm), MZUC 16388, río Andalién, Concepción, mayo 1981; 1 ej. (270 mm) MZUC 16001, bahía Concepción, febrero 1977.

M. lapicida (Gray): 1 ej. (313 mm) MZUC 2973, río Ñuble, Cocharcas, Chillán, 1963; 1 ej. (280 mm), MZUC 3846 estero Claro, Yumbel, septiembre 1962; 1 ej. (278 mm), MZUC 16130, río Toltén, Pitrufquén, noviembre 1981.

Diagnosis.

Geotria australis Gray (Fig. 4 Ad y 7 Ad; Tabla VI).

LT 490,0-270,0 mm ($\bar{X}$=400,0 mm); 78-75 miómeros en el tronco ($\bar{X}$=76). Ojos en posición lateral. Bolsa gular antero-ventral presente, muy desarrollada en ejemplares machos y levemente desarrollada en hembras; se ubica por detrás del aparato bucal, entre la vertical que pasa por el ojo y la vertical que pasa por la primera abertura branquial. Segunda aleta dorsal totalmente separada de la aleta caudal; cloaca bajo el origen de la segunda aleta dorsal; pliegues de las aletas dorsales, anal y caudal totalmente pigmentados, excepto en sus bases; contorno de la aleta caudal redondeado. Región dorsal del cuerpo oscura, la ventral más pálida.

Aparato bucal muy desarrollado, formado por dos extensiones laterales curvas a modo de labios, que terminan por

delante de la bolsa gular (Fig. 7 Ad); papilas marginales carnosas y laminares-digitadas, alternadas en la periferia externa del disco bucal. LS cuadricúspide, formada por dos cúspides laterales externas espatuladas y dos centrales agudas; LI con 11 (11-9) cúspides (Tabla VII). LLT totalmente bicúspide, muy desarrollada; LLL cuadricúspides, situadas detrás de LLT. Serie circumoral continua, odontoides notoriamente espaciados, convergentes hacia la abertura del esófago; sin odontoides marginales. Todas las láminas, cúspides y odontoides de color amarillo, bien cornificadas; se observa el desprendimiento de odontoides de la serie circumoral.

Mordacia lapicida (Gray) (Fig. 5 Ad y 7 Ad; Tabla VI).

LT 313,0-278,0 mm ($\bar{X}$=290,3 mm); 84-88 miómeros en el tronco ($\bar{X}$=81). Ojos en posición dorsolateral. Bolsa gular anteroventral presente, desarrollada en ejemplares machos; se ubica entre el margen inferior del aparato bucal y la vertical que pasa por la última (séptima) abertura branquial. Segunda aleta dorsal continua con la aleta caudal. Cloaca posterior al origen de la segunda aleta dorsal; contorno de la aleta caudal agudo. Aletas dorsales, anal y caudal densamente pigmentadas.

Embudo bucal muy desarrollado, con las extensiones laterales recogidas en la región medial; disco bucal rodeado de papilas marginales carnosas en la periferia (Fig. 8 Ad). Dos LS triangulares, tricúspides; LI dividida en 3 placas, cada una tricúspide. LLT triangular, bicúspide, muy desarrollada; LLL curvas, con 10 (15-9) cúspides (Tabla VIII). Serie de placas circumorales totalmente ausentes, se aprecian sólo los 28 sitios donde estuvieron insertas; cada sitio de las series circumoral anterior, lateral y posterior con 1-3 odontoides, cuya ubicación coincide con la ubicación de las cúspides de las antiguas placas; sin odontoide CAM. MG muy desarrollados, en 1-3 corridas en la periferia del disco bucal. Láminas, cúspides y odontoides circumorales amarillo pálido, muy débiles; se observa el desprendimiento de láminas y odontoides circumorales.

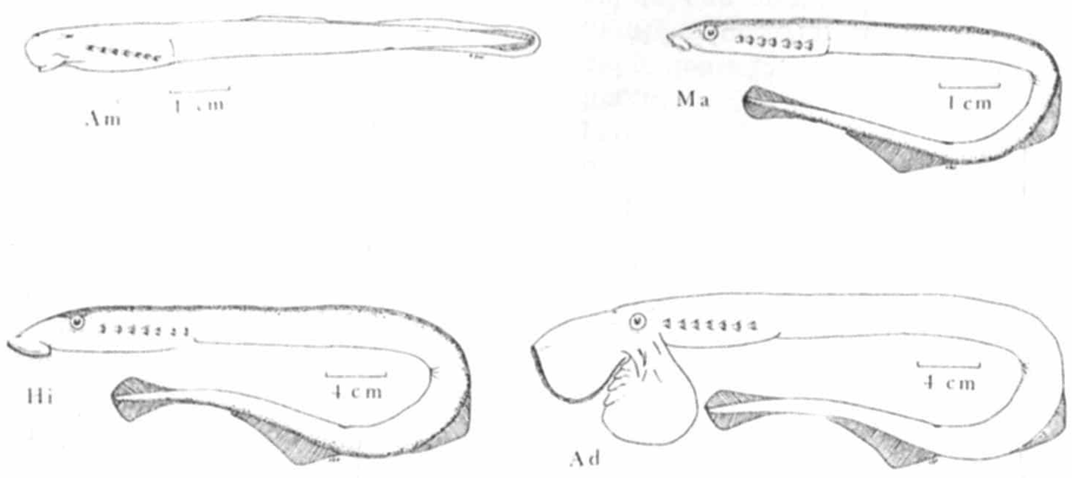


FIGURA 4.
Fases de desarrollo de *Geotria australis* Gray (Geotriidae): Am = ammocoetes; Ma = macroftalmia; Hi = hipermetamórfica; Ad = adulta (macho).

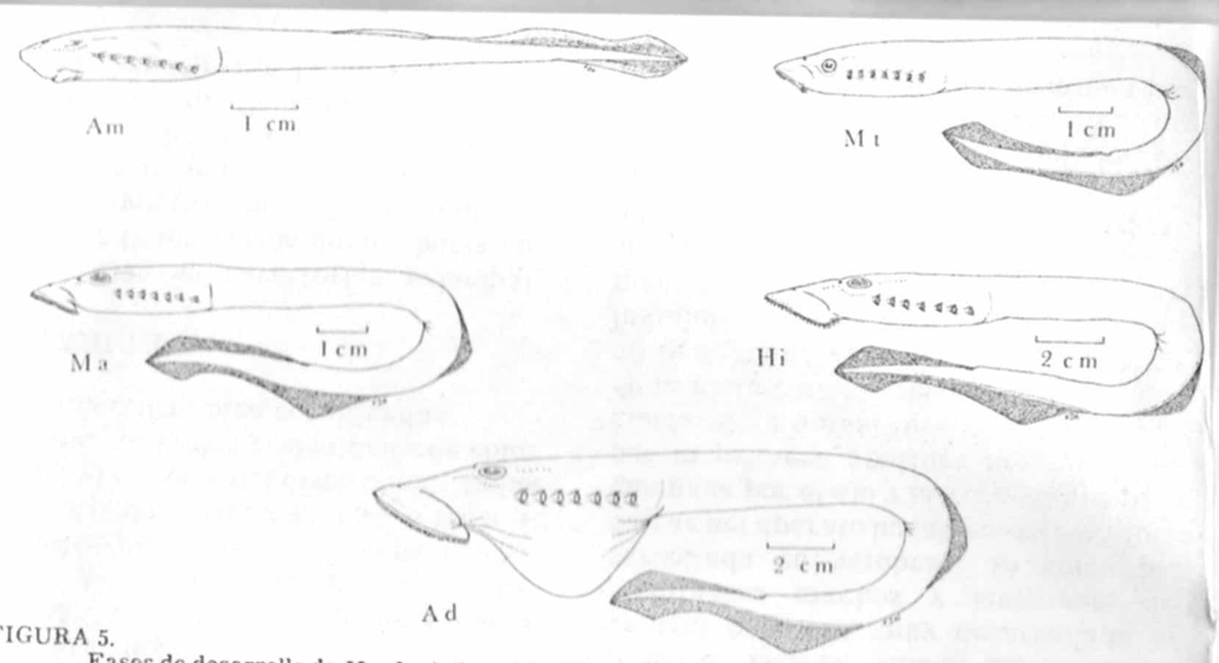
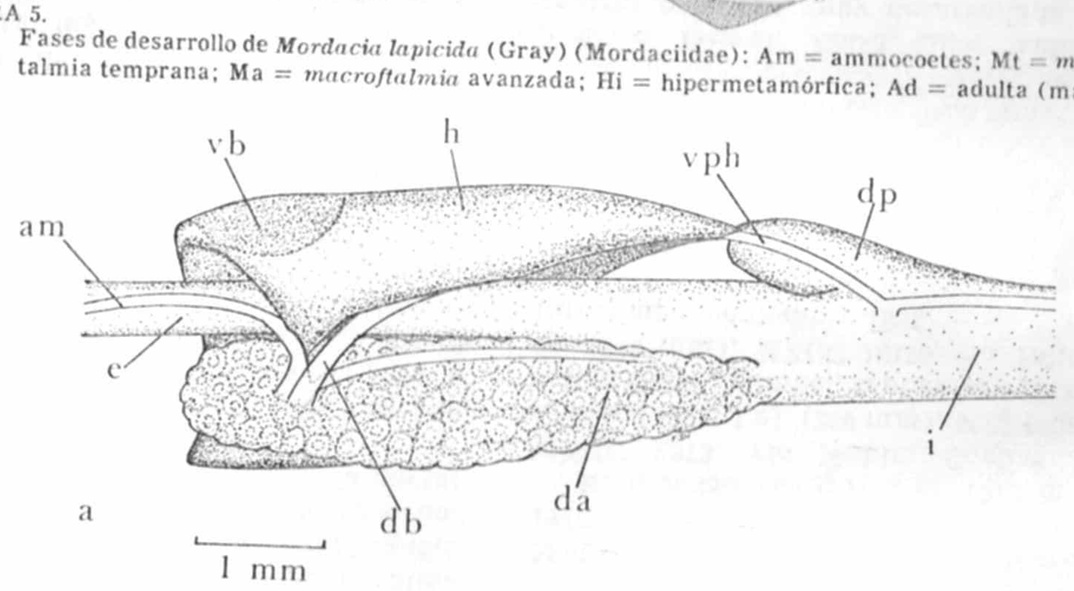


FIGURA 5.
Fases de desarrollo de *Mordacia lapicida* (Gray) (Mordaciidae): Am = ammocoetes; Mt = *macroftalmia* temprana; Ma = *macroftalmia* avanzada; Hi = hipermetamórfica; Ad = adulta (macho).



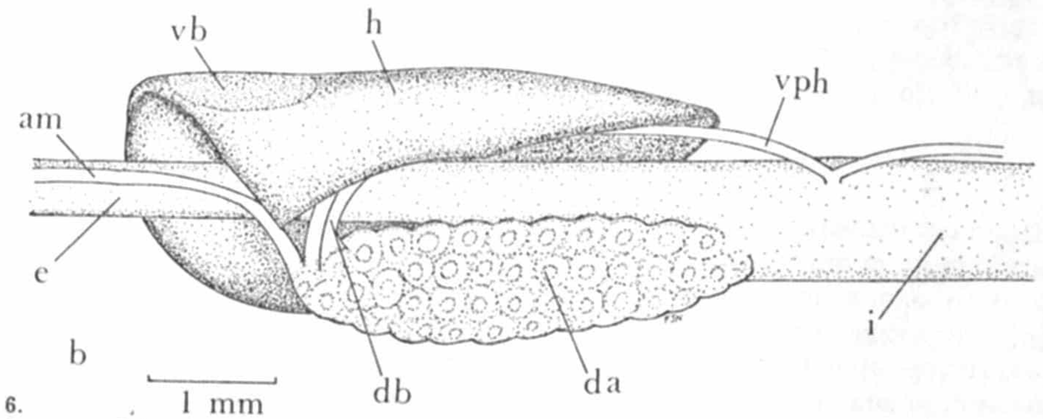


FIGURA 6.
Esquema del digestivo medio de una larva ammocoetes de *Geotria australis* Gray (a) de 76 mm. de LT, y *Mordacia lapicida* (Gray) (b) de 88 mm. de LT; am = arteria mesentérica; da = divertículo anterior; db = ducto biliar; dp = divertículo posterior; *e = esófago; h* = hígado; i =.intestino: vb = vesícula biliar; vph = vena porta hepática.

Variación de la dentición durante las fases de desarrollo.

Los cambios observados en la dentición de las lampreas chilenas se deben principalmente al desarrollo del aparato bucal y a los sucesivos recambios de láminas dentarias y odontoides que se llevan a cabo durante las distintas fases de desarrollo. Las principales variaciones en la dentición de ambas especies tienen lugar en la lámina lingual transversal (LLT), serie circumoral (SC) y lámina infraoral (LI).

En la fase macroftalmia de *G. australis* LLT es ancha y tricúspide, para terminar elongada y bicúspide en la fase adulta (Tabla VII. Fig. 7). Un cambio similar sufre LLT de *M. lapicida*; al estado macroftalmia avanzada LLT es triangular y multicúspide, con 2 pequeñas cúspides laterales sobresalientes y termina bicúspide al estado adulto (Fig. 8). La condición bicúspide final, adquirida por LLT en esta especie, se debe al gran desarrollo del par de cúspides laterales en los sucesivos recambios de láminas linguales; difiere en *G. australis*, donde tras sucesivos recambios se reduce y desaparece la cúspide central de LLT.

La serie circumoral es continua y los odontoides van dispuestos en forma concéntrica a la abertura del esófago en *G. australis* en *M. lapicida* se distinguen zonas circumorales y las placas se disponen en forma radial a la abertura del esófago. En la fase macroftalmia de *G. australis* sólo se observan las papilas precursoras de los odontoides en la zona circumoral. En las fases siguientes aparecen los odontoides dispuestos en forma convergente hacia la abertura del esófago; los odontoides que crecen en la zona marginal del aparato bucal son pequeños y de cúspides agudas; los que se disponen hacia la abertura del esófago son anchos y de cúspides romas (espatulados). Aparte del desprendimiento de odontoides circumorales, durante la fase adulta de esta especie, no se aprecian cambios en el modelo de dentición.

A diferencia de *G. australis*, en *M. lapicida* los cambios en la zona circumoral son considerables (Tabla VIII, Fig. 8). En la fase macroftalmia avanzada se disponen en forma radial 30 placas circumorales; en cada mitad del aparato bucal se observan 4 CA tricúspides, 4 CL con 3 (4-3) cúspides y 7 placas CP alargadas con 3 (4-3) cúspides. En la fase hipermetamórfica se reducen a 28 las placas circumorales por la desaparición de un par de placas CP y aparece el odontoide CAM entre ambas series anteriores; al mismo tiempo se observa un aumento en las cúspides de las placas CA ($3_{(4-3)}$), CL ($4_{(5-3)}$) y CP ($3_{(4-3)}$). En la fase adulta, debido a los sucesivos recambios, desaparecen todas las placas circumorales y quedan claramente marcados sólo los sitios que ocupaban; en esas áreas se forman nuevos odontoides, donde antiguamente se desarrollaban las cúspides de las placas. El número y ubicación de estos odontoides es totalmente irregular en esta fase.

Durante los estados postlarvales de *G. australis* LI permanece sin grandes cambios; las cúspides de LI de esta especie varían desde 9 (10-9) en la fase macroftalmia a 11 (11-9) en la fase adulta. Por el contrario, en *M. lapicida* LI sufre variación en la forma y número de cúspides; en las fase macroftalmia avanzada e hipermetamórfica LI es una sola lámina curva, formada por 9 y 9 (13-9) cúspides respectivamente; en la fase adulta queda convertida en 3 placas tricúspides, ordenadas en un arco bajo el margen inferior del esófago (Fig. 8 Ad).

Los odontoides marginales (MG), ausentes en el aparato bucal de *G. australis*, se encuentran poco desarrollados y en una sola corrida en la fase macroftalmia avanzada de *M. lapicida*; en la fase adulta se encuentran visiblemente desarrollados, con cúspides agudas formando 1 a 3 corridas en la periferia del disco bucal.

Variación de la longitud total y proporciones corporales durante las fases de desarrollo.

La variación en la lontitud total de los ejemplares durante las distintas fases de desarrollo de ambas especies constituye un aspecto de considerable interés. La longitud total máxima medida en la muestra de ammocoetes de *M. lapicida* fue de 146,0 mm ($\overline{X}$: 88,5), a diferencia de la muestra de *G. australis*, donde la longitud total máxima medida fue de 85,0 mm ($\overline{X}$: 61,1 mm) (Tabla III). Contrariamente a lo encontrado en esta primera fase, en la fase adulta la longitud promedio de los ejemplares medidos fue de 400,0 mm y de 290,3 mm para *G. australis y M. lapicida* respectivamente. Esta considerable diferencia de longitud total, mostrada por ambas especies en las fases extremas, estaría en relación con la duración de las distintas fases de desarrollo durante el ciclo de vida de cada una, como se discute más adelante.

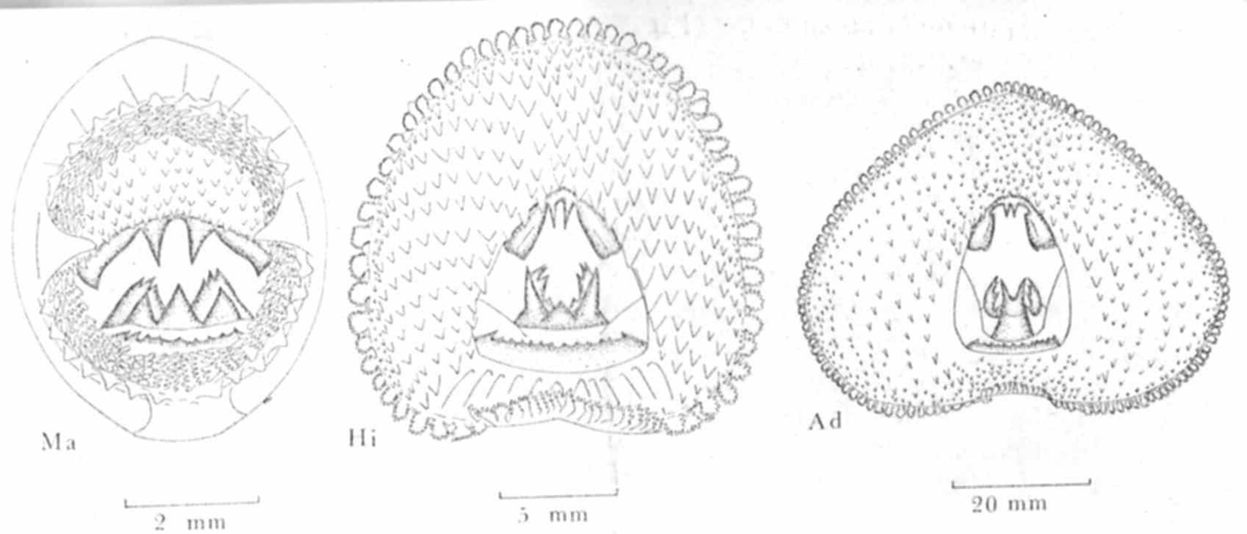


FIGURA 7.
Variación de las láminas dentarias y odontoides en el aparato bucal de *Geotria australis* Gray (Geotriidae), durante las distintas fases de desarrollo: Ma = macroftalmia; Hi = hipermetamórfica; Ad = adulta

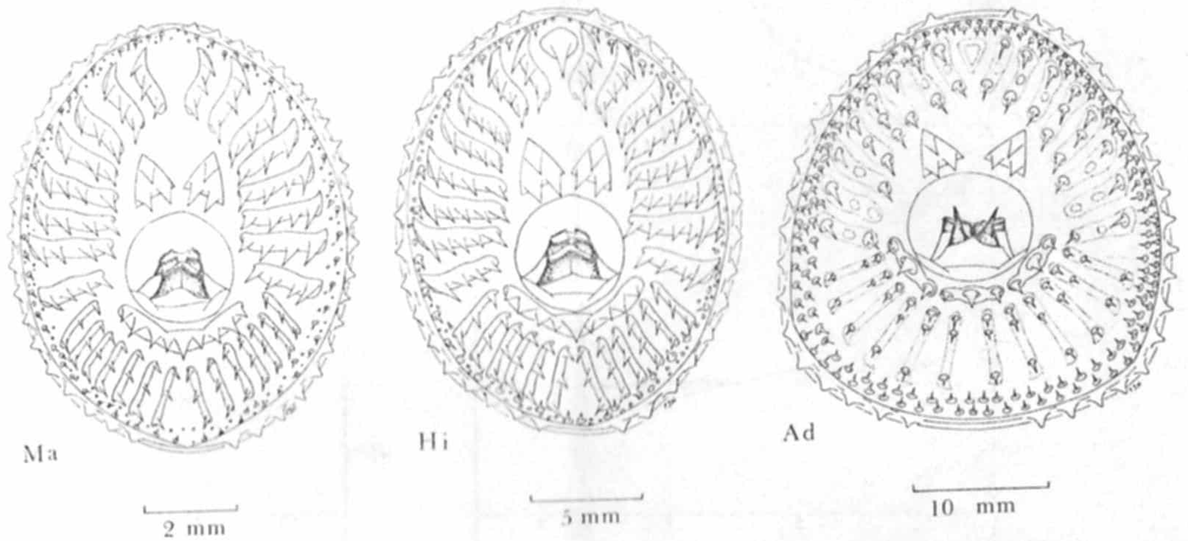


FIGURA 8.
Variación de las láminas dentarias y odontoides en el aparato bucal de *Mordacia lapicida* (Gray) (Mordaciidae), durante las distintas fases de desarrollo: Ma = macroftalmia avanzada; Hi = hipermetamórfica; Ad = adulta.

Las figuras 9 y 10 muestran la variación de la longitud total y de las principales regiones corporales de *G. australis* y *M. lapicida*, durante las distintas fases (% de LT). Las figuras 11 y 12 muestran la variación de las medidas morfométricas adicionales obtenidas de *G, australis* y *M. lapicida* durante las fases postlarvales (mm).

Durante la metamorfosis, la longitud relativa de las regiones prebranquial, branquial, del tronco y caudal está sujeta a importantes cambios. Mientras d-B_1 aumenta en longitud entre las fases ammocoetes y macroftalmia en ambas especies, B_1-B_7 disminuye entre las dos fases; luego, desde el estado macroftalmia, las dos regiones aumentan de longitud en ambas especies. Por el contrario, B_7-a y a-c en ambas especies aumentan de longitud en las primeras fases y luego disminuyen a partir de la fase hipermetamórfica.

La región preanal (d-a) no varía en forma tan notoria como las restantes regiones del cuerpo. Considerando todas las fases de desarrollo, el promedio de relación d-a/LT=% es mayor en *M. lapicida* (83,2 > 73,7), debido a la posición más posterior de la cloaca en esta especie.

Ambas especies muestran un considerable aumento de Ab durante las fases de desarrollo; en *M. lapicida*, Ab alcanza un valor mayor que en *G. australis*, debido a la presencia de la bolsa gular bajo la región branquial.

Mientras hd_1 y hd_2 aumentan durantes las fases de desarrollo de *M. lapicida*, en *G. australis* disminuye a partir de la fase macroftalmia; el mismo patrón de disminución muestran ld_1 ld_2, d_1-d_2 y d_2. En *M. lapicida*, por el contrario, se observa un aumento de ld_1, ld_2-c y d_1-d_2.

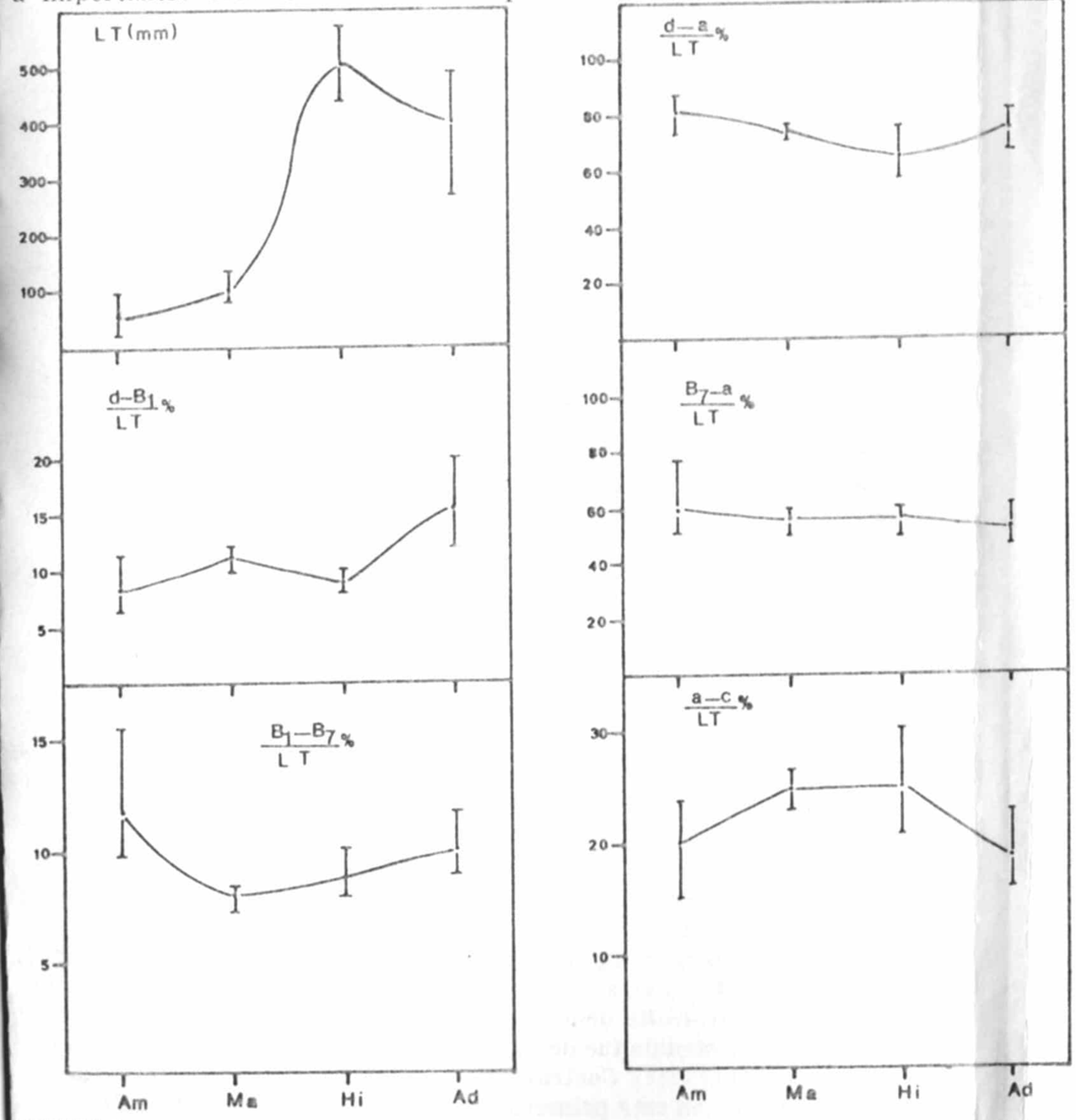


FIGURA 9.

Variación de la longitud total promedio (mm) y de las principales regiones corporales (% de LT) de *Geotria australis* Gray durante las distintas fases de desarrollo.

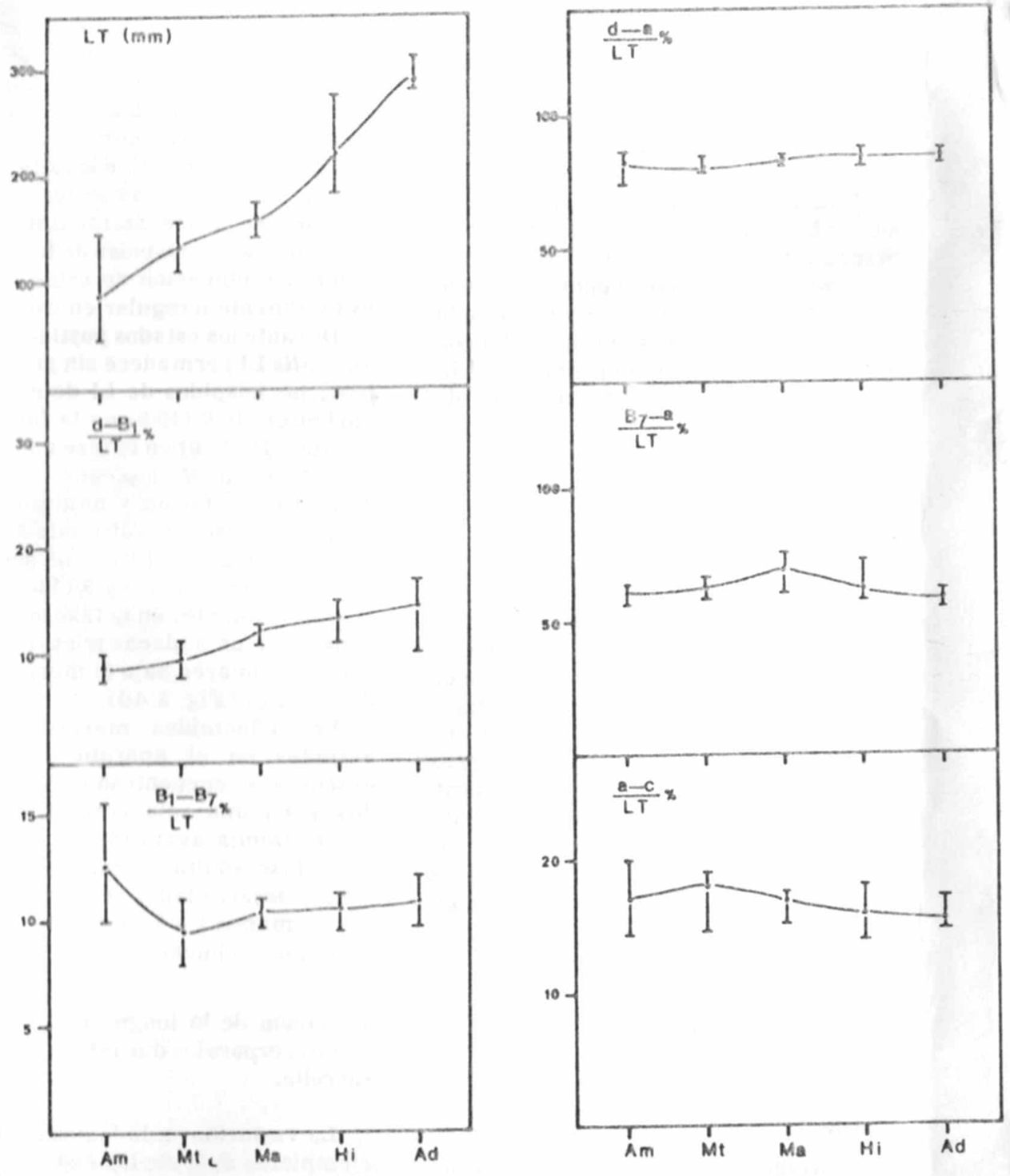


FIGURA 10.

Variación de la longitud total promedio (mm) y de las principales regiones corporales (% de LT) de *Mordacia lapicida* (Gray) durante las distintas fases de desarrollo.

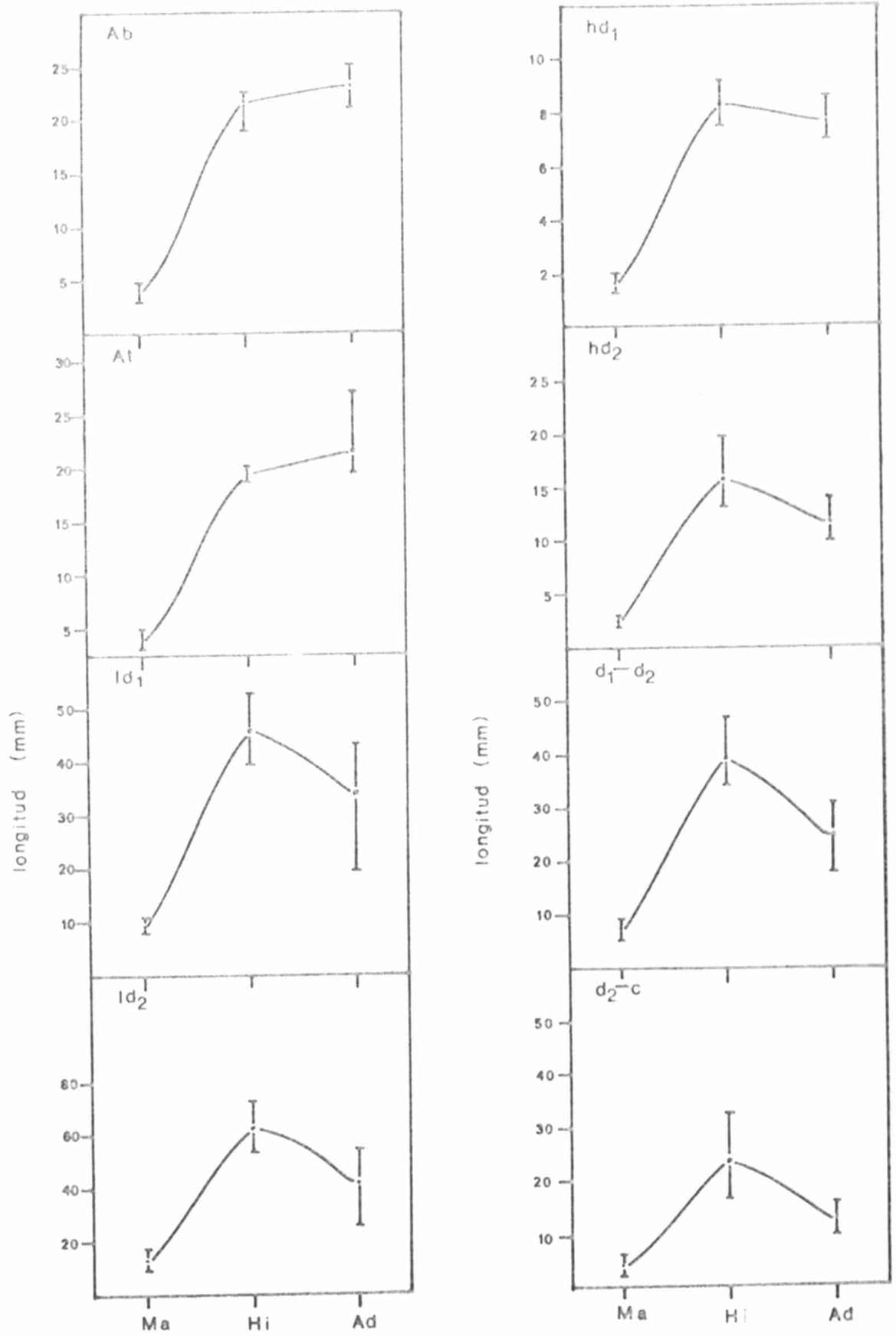


FIGURA 11.
Variación del promedio de las medidas morfométricas adicionales (mm) obtenidas de *Geoteia australis* Gray durante las fases postlarvales.

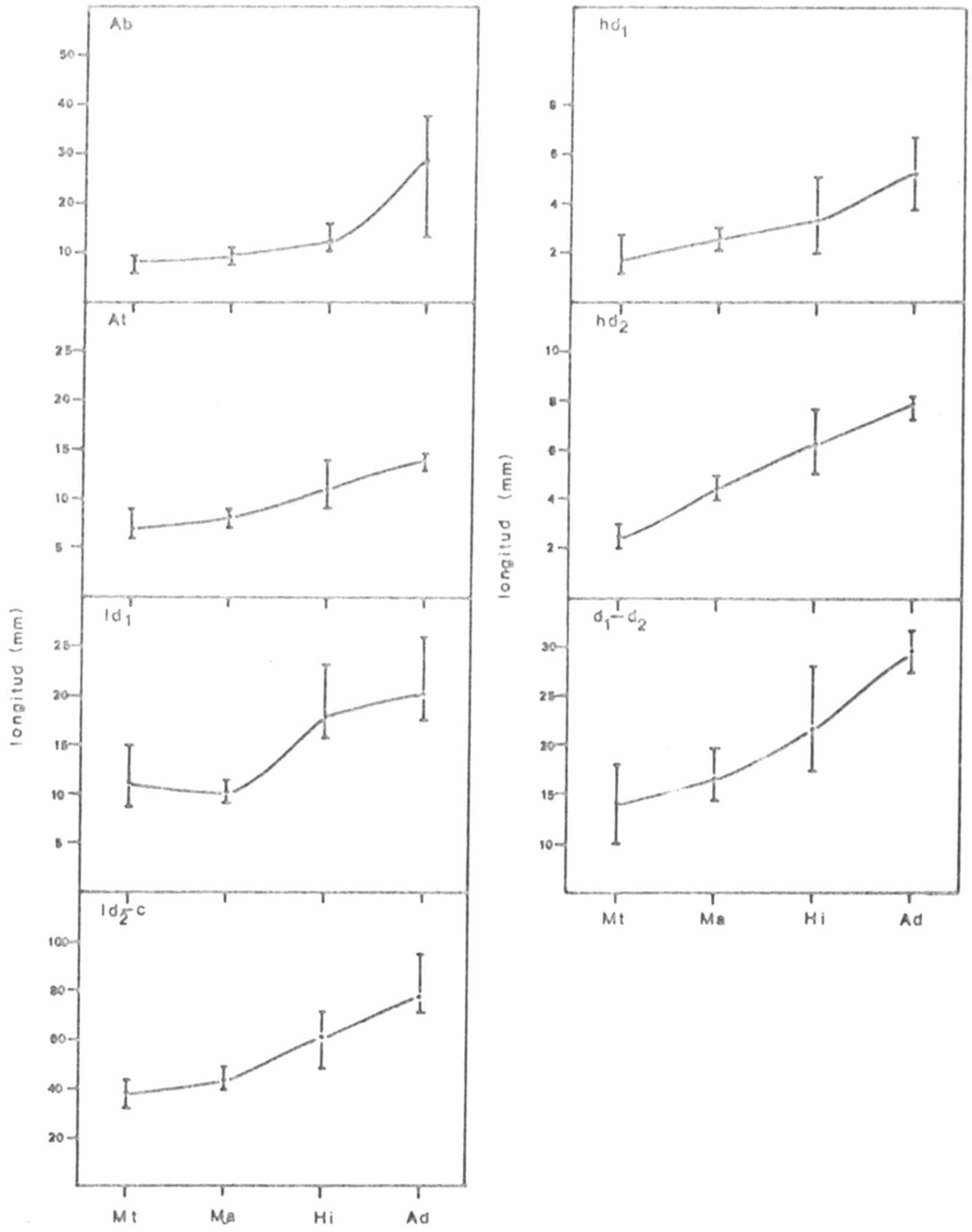


FIGURA 12.
Variación del promedio de las medidas morfométricas adicionales (mm) obtenidas de *Mordacia lapicida* (Gray) durante las fases postlarvales.

Clave para separar las especies de lampreas chilenas según sus fases de desarrollo.

1.- Formas de agua dulce, habitualmente enterradas en zonas fangosas a lo largo de los márgenes de los ríos. No sobrepasan los 160 mm LT. Siete aberturas branquiales se disponen en un surco lateral en la región branquial. Ojos se distinguen como manchas oculares en la región prebranquial. Aparato bucal no constituido en un embudo bucal, desprovisto de láminas dentarias y odontoides. Fase Ammocoetes.....2

1'.- Formas de agua dulce y marinas. Habitualmente nadadoras, también se las puede encontrar enterradas en los márgenes de los ríos. Alcanzan los 600 mm de LT. Siete aberturas branquiales diferenciadas, no se disponen en un surco lateral. Ojos desarrollados, laterales o dorso-laterales en la región prebranquial. Embudo bucal desarrollado, provisto de láminas dentarias y odontoides. Fases Postlarvales.....3

2(1).- Cloaca bajo el origen de la segunda aleta dorsal. Extremo posterior de la aleta caudal redondeada. 66-76 miómeros en la región del tronco. Intestino medio con dos divertículos digestivos. Alcanzan los 90 mm de LT.....
.....Larva ammocoete de *G. australis* (Fig. 4 Am).

2'.- Cloaca posterior al origen de la segunda aleta dorsal. Extremo posterior de la aleta caudal agudo. 76-83 miómeros en la región del tronco. Intestino medio con un divertículo digestivo. Alcanzan los 155 mm de LT.....
.....Larva ammocoete de *M. lapicida* (Fig. 5 Am).

3(1').- Regiones dorsal y dorso-lateral provistas de una franja longitudinal oscura y dos verdes azules respectivamente. Región ventral plateada o pizarra. Ojos laterales, desarrollados. Segunda aleta dorsal separada de la aleta caudal. Láminas dentarias supra e infraoral insertas en el borde de la abertura del esófago.....4

3'.- Regiones dorsal y dorso-lateral sin franjas longitudinales oscuras y verde-azules. Ojos laterales o dorso-laterales, desarrollados. Segunda aleta dorsal unida a la aleta caudal. Láminas dentarias supra e infraoral, cuando hay, insertas fuera del borde de la abertura del esófago.....6

4(3).- Formas delgadas, entre 90 y 120 mm de LT. 72-76 miómeros en el tronco. Dos papilas alargadas sobresalen de los bordes laterales del embudo bucal. LS única, cuadricúspide. LLT tricúspide, la central más alta. Sin odontoides circumorales desarrollados. Usualmente en desembocadura de ríos y bahías.....Fase Macroftalmia de *G. australis* (Fig. 4 Ma).

4'.- Formas alargadas, entre 270 y 600 mm LT. 70-78 miómeros en el tronco. Embudo bucal desarrollado, odontoides circumorales desarrollados, dispuestos en forma convergente a la abertura del esófago. Usualmente en los cursos superiores de ríos.....5

5(4').- Embudo bucal pequeño. LT tricúspide, la central más pequeña. Sin bolsa gular antero-ventral.....
.....Fase Hipermetamórfica de *G. australis* (Fig. 4 Hi).

5'.- Embudo bucal muy amplio. LT fuertemente bicúspide. Bolsa gular antero-ventral, muy desarrollada en machos, levemente en hembras, situada entre la vertical que pasa por ojo y la primera abertura branquial.....
.....Fase Adulta de *G. australis* (Fig. 4 Ad).

6(3').- Ojos laterales, Embudo bucal no desarrollado, sólo se observan zonas precursoras de láminas dentarias y odontoides. 78-84 miómeros en el tronco. Formas de agua dulce, habitualmente enterradas en zonas fangosas. Alcanzan los 155 mm de LT.....
.....Fase Macroftalmia temprana de *M. lapicida* (Fig. 5 Mt).

6'.- Ojos dorso-laterales. Embudo bucal desarrollado, con zonas circumorales definidas ordenadas en forma radial alrededor de la abertura del esófago. Dos LS tricúspides. 78-83 Miómeros en el tronco.....7

7(6').- Sin odontoide CAM. MG pequeños y poco aparentes alrededor de la serie circumoral, formada por 30 placas. Formas marinas, entre 175 y 143 mm de LT.....Fase Macroftalmia avanzada de *M. lapicida* (Fig. 5 Ma).

7'.- Con odontoide CAM desarrollado. MG desarrollados en 1-3 corridas. 28 placas circumorales.....8

8(7').- Embudo bucal desarrollado, sin placas dentarias desprendidas. LI completa, con 9 cúspides. Sin bolsa gular antero-ventral. Formas de agua dulce entre 275 y 185 mm de LT.....
.....Fase Hipermetamórfica de *M. lapicida* (Fig. 5 Hi).

8'.- Embudo bucal muy amplio, placas circumorales ausentes, sólo se observan los sitios donde estuvieron insertas. LI dividida en tres placas, de tres cúspides cada una. Bolsa gular desarrollada en machos, entre la vertical que pasa por el ojo y la última (séptima) abertura branquial. Usualmente en los cursos superiores de ríos, entre 313 y 278 mm de LT.....
.....Fase Adulta de *M. lapicida* (Fig. 5 Ad).

Distribución geográfica de las lampreas en Chile.

Ambas especies de lampreas han sido registradas en aguas continentales y marinas de Chile por diferentes autores (i.e., Reed, 1897; Delfin, 1899; Quijada, 1913; Oliver, 1943, 1949; De Buen, 1959; Sielfeld, 1976; Pequeño, 1977). La mayor parte de las localidades donde se han efectuado los registros, incluyendo las localidades tipos, han sido dadas a conocer detalladamente por De Buen (1961) y Arratia (1981).

En base a las localidades mencionadas en la literatura y las registradas en este estudio (Tabla I), se confeccionó el mapa de distribución de las lampreas parásitas chilenas *Geotria australis* Gray y *Mordacia lapicida* (Gray) (Fig. 13).

Geotria australis se distribuye desde los alrededores de Santiago hasta las proximidades de Rancagua, por el sur. Es muy posible que alcance la costa, desde Valparaíso hasta las cercanías de Pichilemu. Más al sur se distribuye desde la región comprendida entre San Carlos y Chillán hasta la desembocadura del río Maullín, en Puerto Montt. Además de estar registrada en aguas de bahía Concepción, Golfo de Arauco y desembocadura del río Calle Calle, es posible que su distribución abarque toda la zona marina costera comprendida entre San Carlos y la isla de Chiloé. Hacia el sur de Chile se la ha registrado sólo en Tierra del Fuego.

No existe registro de ninguna de las dos especies en la región ubicada entre las proximidades de San Fernando y San Carlos; sin embargo, debido a la gran cantidad de sistemas fluviales allí existentes, parece probable que sus distribuciones comprendan dicha zona.

Mordacia lapicida presenta un rango de distribución similar al de *G. australis*, con algunas variantes. Por el norte se encuentra desde la bahía Valparaíso hasta las proximidades de Santiago. Hacia el sur se distribuye desde las cercanías de Chillán hasta Traiguén. Se la ha registrado también en aguas de bahía Coliumo, bahía Concepción y Golfo de Arauco. Durante este estudio se obtuvieron muestras de ammocoetes y macroftalmia temprana de *M. lapicida* en ambas riberas del río Andalién, en una extensión de aproximadamente 15 kms. Los lugares de captura se caracterizan por la abundante vegetación y el sustrato arenoso fino, con mucha materia orgánica. Además, en el mismo río se obtuvieron ejemplares de *G. australis* en fase macroftalmia adulto, lo que indica que ambas especies son simpátricas (Fig. 13), en un gran número de ríos del sur chileno, incluyendo el río Bío

Bío (De Buen, 1961), Río Claro y río Mehuín, Valdivia (Pequeño 1977) (Tabla I).

Más hacia el sur, se la ha registrado desde Pitrufquén hasta los alrededores de Puerto Montt. Dada la condición migrador-anádromo de esta especie, al igual que *G. australis*, es muy probable que su distribución latitudinal abarque la zona continental y costera comprendida entre Valparaíso y la isla de Chiloé. En el sur de Chile únicamente se la ha registrado en el río San Juan, península de Brunswick (Sielfeld, 1976).

Desde los 42° hasta los 52° de Lat. Sur, no existe ningún registro de estas especies en Chile. Por otra parte, se han registrado ejemplares de *G. australis* en fase hipermetamórfica en las islas Malvinas y South Georgias, en el Atlántico Sur (Ivanova-Berg, 1968), cuyos datos de longitud total sugieren que se trata del stock de América del Sur (Potter et al., 1979).

Consideraciones generales acerca del ciclo de vida de las lampreas en Chile.

Las fechas y lugares de captura de las diferentes fases de desarrollo de ambas especies entregan importante información acerca de su ciclo de vida. Para este propósito, es de gran importancia el conocimiento de la fase de desarrollo, longitud corporal y mes de captura de los ejemplares (Tabla II).

Ejemplares de *G. australis* en fase ammocoetes se encuentran en aguas continentales frecuentemente entre los meses de agosto y marzo. Sin embargo, es posible encontrar ammocoetes de distintas clases anuales a través de todo el año. La transformación de los ammocoetes en macroftalmia tiene lugar en aguas continentales; los datos obtenidos en este estudio sugieren que *G. australis* comienza su metamorfosis entre los 85,0 y 90,0 mm de LT, entre agosto y marzo. Ejemplares de *G. australis* en fase macroftalmia pueden ser encontrados cerca de la desembocadura de los ríos entre marzo y agosto. Más tarde migran al océano, probablemente entre junio y agosto, para volver luego a los ríos como ejemplares en fase hipermetamórfica; es corriente encontrar esta fase en aguas continentales en octubre. La considerable variación de la longitud total promedio de la macroftalmia respecto a la hipermetamórfica en *G. australis* (101,9 mm < 504,1 mm), sugiere que el período que pasa en aguas marinas es extenso; sin embargo, no existe información acerca de la duración de cada fase ni del lugar donde migran. Tampoco se dispone de registros de parasitismo de esta lamprea sobre otras especies.

Ejemplares de *G. australis* en fase adulta han sido capturados en aguas continentales, principalmente entre febrero y mayo (Tabla II,A); sin embargo, una hembra sexualmente madura, de 270,0 mm de LT, fue capturada en aguas de bahía Concepción en febrero de 1977 (MZUC N° 16001). Este hallazgo sugiere que probablemente los ejemplares entren a las aguas continentales durante los meses de verano; indica también que al término de la fase marina los ejemplares migradores no sólo alcanzan la fase hipermetamórfica, sino que pueden llegar a la fase adulta antes de penetrar en las aguas continentales.

M. lapicida presenta un ciclo de vida similar al de *G. australis*. Es corriente encontrar ammocoetes de distintas clases anuales en las márgenes de los ríos durante todo el año; la fase macroftalmia temprana se encuentra a partir de marzo. En relación a la primera metamorfosis, en agosto de 1981 se obtuvieron 40 ammocoetes de *M. lapicida* en el río Andalién, Concepción (146,0-45,5 mm de LT, Tabla III). En el mismo sitio, pero en marzo de 1982, se obtuvo 26 ejemplares en fase macroftalmia temprana (155,0-111,0 mm de LT; Tabla IV), que correspondían a la misma clase anual de los ammocoetes de mayor longitud colectados en agosto de 1981. Este hallazgo sugiere que los ammocoetes de *M. lapicida* se transforman a macroftalmia entre agosto y marzo, cuando su tamaño fluctúa entre los 110,0 y 150,0 mm de LT.

Los ejemplares de *M. lapicida* en fase macroftalmia migran al mar posiblemente en invierno, entre junio y agosto.

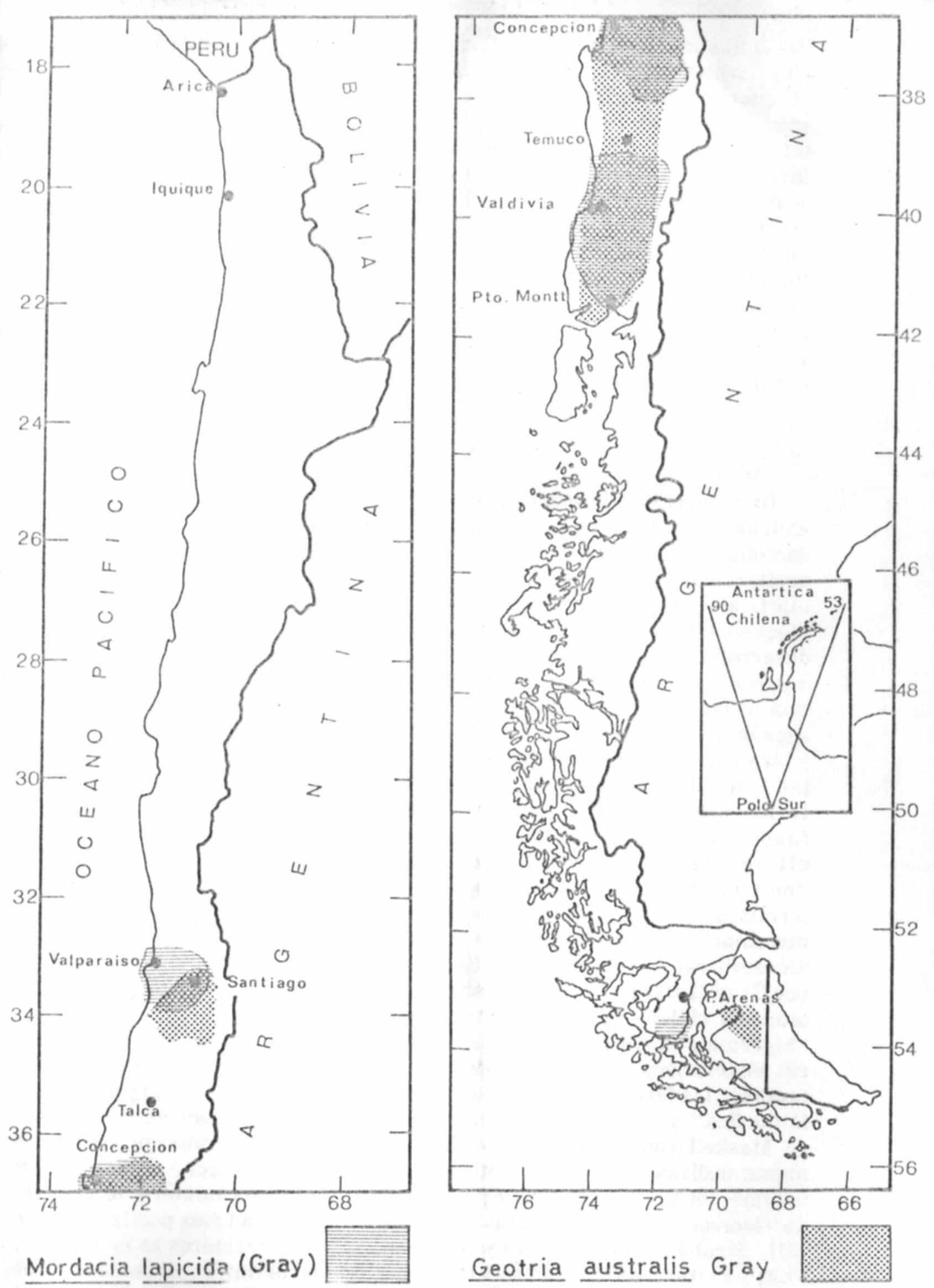


FIGURA 13.

Distribución geográfica de las lampreas *Geotria australis* Gray (Geotriidae) y *Mordacia lapicida* (Gray) (Mordaciidae) en aguas límnicas y marinas adyacentes de Chile.

En aguas marinas de bahía Concepción (Talcahuano) y bahía Coliumo (Dichato), entre mayo y octubre, se han encontrado ejemplares en fase macroftalmia avanzada junto a ejemplares en fase hipermetamórfica. Es posible que, al igual que en *G. australis*, la transformación de macroftalmia a hipermetamórfica tenga lugar en aguas marinas. Por otra parte, en consideración a que simultáneamente han sido capturados ejemplares en ambas fases (Tabla II,B), y que la variación en la lontitud total no es tan considerable como en *G. australis*, es posible inferir que el período de esta especie en aguas marinas es corto y que su área de migración está restringida sólo a la zona costera.

Ejemplares de *M. lapicida* en fase adulta se han capturado en aguas continentales y marinas, principalmente entre septiembre y diciembre. Al igual que en *G. australis*, no existe información acerca de la fase adulta hasta el desove, ni se dispone de registros sobre sus áreas de reproducción en aguas continentales de Chile.

DISCUSION

De Buen (1961) describe para la forma chilena de *G. australis* 5 estados de desarrollo: fase larvaria (ammocoetes), postlarvaria, metamórfica, hipermetamórfica y joven adulto. Por otra parte, Maskell (1929) distingue 4 estados en el desarrollo de la forma australiana de *G. australis* : Ammocoetes, macrophthalmia, velasia y adulto o saccífera, criterio seguido por Ivanova-Berg (1968) y Potter y Strahan (1968). En una comparación de las fases de desarrollo de *G. australis*, Ivanova-Berg (**op. cit.**) establece que la fase "velasia" de Maskell (**op. cit.**)corresponde a la fase "metamórfica" de De Buen (**op. cit.**)en términos de dentición y a la fase "hipermetamórfica", en términos de tamaño. Sin embargo, "velasia", género creado por Gray (1851) para nominar una nueva lamprea chilena, corresponde a la fase "hipermetamórfica" de De Buen (**op. cit.**)en términos de modelo de dentición y tamaño; las fases "postlarvaria" y "metamórfica" a la fase "macrophthalmia" de Maskell (**op. cit.**), término extensamente utilizado por varios autores para nominar el primer estado metamórfico de *Geotria y Mordacia* (Maskell, 1929, 1931; Strahan, 1960; Strahan y Maclean, 1968; Potter, 1970, 1980b; Potter y Strahan, 1968; Potter **et al.**, 1968, 1980).

De *M. lapicida*, De Buen (1961)sólo describe la forma adulta, la cual denomina "anwandteri". Menciona las fases "*lapicida*" y "*acutidens*" (macroftalmia e hipermetamórfica, respectivamente), que distingue por la variación de los dientes linguales y amplitud del saco gular; sin embargo, no describe ninguna de estas fases, incluyendo la fase ammocoetes.

Debido a este desacuerdo existente en la nominación de los estados de desarrollo de las lampreas del Hemisferio Sur, en este estudio se modificó el criterio utilizado por Maskell (1929), De Buen (1961), Ivanova-Berg (1968) y Potter et **al.** (1968, 1980). De esta manera y para facilitar próximos estudios, las fases de desarrollo para ambas especies fueron denominadas: ammocoetes, macroftalmia (temprana y avanzada), hipermetamórfica y adulta (maduro sexualmente).

Aspectos morfológicos.

Los ammocoetes de *G. australis* y *M. lapicida* son morfológicamente similares en el patrón de pigmentación general y en la forma del extremo anterior y posterior. Sin embargo, difieren en la posición de la cloaca, número de miómeros del tronco y número de divertículos digestivos. En fases postlarvales, algunos de estos caracteres se mantienen constantes y otros sufren importantes variaciones.

CLOACA: La cloaca se ubica ventralmente y muy cerca del extremo posterior en *M. lapicida* (Fig. 5); en *G. australis* se ubica más alejada del extremo posterior, bajo el origen de la segunda aleta dorsal (Fig. 4). En ambas especies este carácter se mantiene constante a través de los estados postlarvales y queda manifestado en una mayor relación d-a/LT=% promedio en *M. lapicida* (83,0% > 80,0%) para la fase ammocoetes (Tabla III). Strahan (1960) encontró valores promedios de 78,0% + 2 y 84,4% + 1 para ammocoetes de las formas australianas *G. australis* y *M. mordax*, respectivamente y estableció que la cloaca es más posterior en *M. mordax*; Potter y Strahan (1968), por su parte, entregan valores sobre el 80% para la relación d-a/LT=% en *M. mordax y M. praecox* y establecen que la cloaca se ubica aproximadamente en la misma posición en ambas formas australianas.

MIOMEROS DEL TRONCO: El numero de miómeros del tronco es mayor en ammocoetes de *M. lapicida* que en ammocoetes de *G. australis* (Tabla III). En las restantes fases postlarvales de ambas especies esta diferencia se mantiene relativamente constante, asociada a la mayor relación d-a/LT=% promedio en *M. lapicida*. Para las formas australianas, Strahan (1960) contó también un mayor número de miómeros en *M. mordax* que en *G. australis*.

SEGUNDA ALETA DORSAL: La condición de unida o separada de la segunda aleta dorsal respecto de la aleta caudal ha sido un carácter frecuentemente utilizado para distinguir *Geotria y Mordacia* (Potter y Strahan, 1968; Hubbs y Potter, 1971). La segunda aleta dorsal se encuentra en ambas especies unida a la aleta caudal en la fase ammocoetes. En la fase macroftalmia de *G. australis* se separan y se mantiene esta condición durante el resto de los estados; en *M. lapicida*, por el contrario, permanecen continuas durante el resto de los estados postlarvales. De Buen (1961) dio a conocer la separación de la segunda aleta dorsal y caudal en *G. australis* entre las fases macroftalmia temprana (=fase postlarvaria de De Buen) y macroftalmia avanzada (=fase metamórfica de De Buen); Potter **et al.** (1980) por su parte, establecen que la separación entre ambas aletas tiene lugar a partir del estado 3 de metamorfosis, que corresponde a un estado de macroftalmia temprana.

DIVERTICULOS DIGESTIVOS: La extracción del digestivo medio postbranquial de las larvas ammocoetes revela la presencia de dos divertículos digestivos en *G. australis* y sólo uno en *M. lapicida* (Fig. 6, a y b). Esta característica coincide con las observaciones de Maskell (1931) para *G. australis* y con lo descrito para *M. mordax* por Strahan y Maclean (1969). Dichos autores describen el divertículo intestinal como órgano homólogo al páncreas exocrino de vertebrados superiores, un "protopáncreas".

OJOS: En la fase macroftalmia de *G. australis*, así como en las fase hipermetamórfica y adulta los ojos se ubican en posición lateral en la zona prebranquial (Fig. 4). En *M. lapicida* se ubican en posición lateral durante la fase macroftalmia temprana y luego en posición dorsolateral a partir de la fase macroftalmia avanzada (Fig. 5). La posición dorsolateral de los ojos en las fases postlarvales de *Mordacia* es una característica relacionada posiblemente con el hábito enterrador del adulto (Potter y Strahan, 1968; Potter **et al.**, 1968; Hubbs y Potter, 1971; Potter, 1980a).

BOLSA GULAR: La posición de la bolsa gular representa un valioso carácter para diferenciar los adultos de *G. australis* y *M. lapicida* y probablemente para distinguir Geotriidae y Mordaciidae; la bolsa gular se extiende hasta la primera abertura branquial en *G. australis* y hasta la séptima (última) abertura branquial en *M. lapicida*. Durante la fase adulto, *M. lapicida* se diferencia de la australiana *M. mordax* por el modelo de dentición y la bolsa gular, notoriamente desarrollada en la forma chilena y tan sólo un repliegue cutáneo de la zona anteroventral en la forma australiana (Potter, 1980a). Dicha bolsa no está comunicada con ninguna cavidad corporal y su función en ejemplares adultos aún permanece desconocida. Ivanova-Berg (1968) sugiere que sirve para el transporte de pequeñas rocas durante la construcción del nido. A diferencia de las formas del Hemisferio Sur, las lampreas holárticas no

desarrollan bolsa gular durante la fase adulta (Potter y Strahan, 1968; Hubbs y Potter, 1971).

Metamorfosis.

La muestra de ammocoetes de *M. lapicida* estudiada resultó ser en promedio de mayor longitud total que la muestra de *G. australis* (146,0 mm > 85,0 mm, Tabla III). Esta diferencia de tamaño sugiere que los ammocoetes de *M. lapicida* alcanzan su primera metamorfosis (fase macroftalmia temprana) a una longitud total mayor que *G. australis*: entre los 110,0 y 150 mm de LT y los 85,0 y 90,0 mm de LT respectivamente. Recientes estudios llevados a cabo en las formas australianas indican que los ammocoetes de *G. australis* inician su metamorfosis entre los 90,0 y 105,0 mm de LT promedio, después de un tiempo cercano a los 3 1/4 años de vida (Potter, 1980b); Potter et al., 1980); los ammocoetes de *M. mordax* iniciarían su metamorfosis aproximadamente a los 120 mm de LT, después de 3 1/2 años de vida (Potter, 1970, 1980b). En este estudio se determinó además que en ambas especies la primera metamorfosis ocurre entre los meses de agosto y marzo. Las formas australianas *G. australis* y *M. mordax* inician su período de metamorfosis a fines de enero y comienzos de febrero y a fines de febrero y comienzos de marzo respectivamente (Potter, 1970; Potter et al., 1980).

El gran tamaño promedio de los ammocoetes de *M. lapicida* sobre los de *G. australis* (88,5 mm > 61,1 mm), en comparación con el gran tamaño promedio alcanzado por *G. australis* en la fase adulta (400,0 mm > 290,3 mm), sugiere que *M. lapicida* tiene tendencia a la neotenia. Este hecho fue descrito por primera vez por Strahan (1960) para ammocoetes de *M. mordax*. La condición de poseer una larva de gran tamaño y un adulto relativamente pequeño, asociado al hecho de que en la fase macroftalmia temprana de *M. lapicida* es posible determinar el sexo debido al desarrollo gonádico sugieren dicha tendencia en la especie chilena.

Los cambios morfológicos que tienen lugar durante el paso de macroftalmia a hipermetamórfica no son tan considerables como los que ocurren en las transformaciones ammocoetes-macroftalmia e hipermetamórfica-adulta. Dicho paso debe considerarse más bien como resultado de una avanzada metamorfosis. En *G. australis* el cambio más espectacular es el aumento de la longitud total, aproximadamente desde 100 a 500 mm (Fig. 9), además del desarrollo del aparato bucal, cambios en la dentición y color del cuerpo. En *M. lapicida* por su parte, se observa un ligero aumento de tamaño desde aproximadamente 160 a 220 mm de longitud total (Fig. 10), y cambios en la dentición (Fig. 8). Los mismos cambios que se observan entre las fases macroftalmia e hipermetamórfica de *G. australis* en Chile, fueron dados a conocer en parte por De Buen (1961) y por Hubbs y Potter (1971) y Potter et al. (1980) para la forma australiana; un incremento entre 10 y 60 cms. en la longitud total entre ambas fases se ha dado a conocer para la forma australiana (Potter et al., 1980). Esta considerable variación en longitud y el gran tamaño que alcanza la fase hipermetamórfica de *G. australis* apoyan la idea de que esta especie permanece, aunque sin evidencias, un considerable período de tiempo en aguas marinas.

Durante las fases metamórficas de ambas especies las diferentes regiones del cuerpo sufren elongamientos y reducciones. Así, mientras d-B_1 aumenta de longitud y B_1-B_7 disminuye, B_7-a y d-a se mantienen relativamente constantes (Figs. 9 y 10). La longitud relativa de la región caudal (a-c) disminuye a partir de la fase macroftalmia en ambas especies, hecho mencionado también por De Buen (1961) para las fases postlarvales de *G. australis*. La reducción en longitud de algunas regiones corporales ha sido correlacionada con la flexibilidad de la notocorda durante el período no trófico, a partir de la primera metamorfosis (Potter et al., 1980) y con la deshidratación del notocordo en especímenes preservados largamente en alcohol (Potter et al., 1968).

La transformación desde la fase hipermetamórfica a adulta involucra en ambas especies principalmente el desarrollo del aparato bucal, notorios cambios en la dentición y la formación de la bolsa gular en el macho. Es importante destacar en adultos avanzados de ambas especies el desprendimiento de odontoides y placas circumorales, láminas linguales y supraorales, cambios observados también en las formas australianas *G. australis* y *M. mordax* (Potter y Strahan, 1968; Potter et al., 1968; Potter, 1970).

Se desconoce la duración de todos los períodos de desarrollo en ambas especies. No existen datos acerca del lugar hacia donde migran en el océano, registros de parasitismo sobre otras especies marinas, ni registros de las zonas de desove en los ríos de Chile. Más aún, no se conoce su alimentación y comportamiento durante las diferentes fases y el rol ecológico de estos agnatos en nuestras aguas continentales.

Dentición.

El recambio de odontoides y placas dentarias es una característica muy particular de los ciclóstomos, tanto de myxiniformes (Dawson, 1963; Neira, 1982) como de petromyzoniformes (Hubbs y Potter, 1971; Potter, 1980a). Las variaciones en el modelo de dentición de *G. australis* reportadas en este estudio han sido observadas en parte por De Buen (1961) para la forma chilena y por Potter y Strahan (1968) y Potter et al. (1980) para la forma australiana. Aunque los antecedentes indican que ambas formas manifiestan los mismos cambios durante sus etapas postlarvales, faltan aún estudios comparativos más acabados entre tan lejanas formas de la misma especie. Por otra parte, De Buen (op cit.) menciona por primera vez los cambios en la LLT de *M. lapicida*, en base a las cuales distingue las fases "lapicida", "acutidens" y "anwandteri", discutidas anteriormente.

Durante la fase hipermetamórfica y el inicio de la fase adulta, la dentición de *M. lapicida* y de la forma australiana *M. mordax* muestran algunas similitudes y diferencias. En ambas existen 2 LS tricúspides y una LI curva, generalmente con 9 cúspides; las LLL son curvas y multicúspides y la LLT es triangular multicúspide, con las cúspides más laterales sobresalientes (Potter et al., 1968; Potter, 1980a). Sin embargo, en *M. mordax* existen 26 placas circumorales radiales poco desarrolladas, con 2 CA bicúspides, 5 CL tricúspides y 6 CP bicúspides (2) y tricúspides (4) en cada mitad del aparato bucal (Potter et al., 1968, Fig. 3), a diferencia de *M. lapicida*, donde existen 28 placas circumorales radiales desarrolladas, con 4 CA tricúspides, 4 CL tetracúspides y 6 CP tricúspides (Fig. 8 Hi). Por otro lado, en *M. lapicida* existe un prominente odontoide CAM entre las primeras placas CA en lugar de tres odontoides pequeños, como ocurre en *M. mordax* (Potter y Strahan, 1968; Potter et al., 1968).

En el caso de *M. mordax*, Potter et al. (1968) observaron que los odontoides antero-medianos laterales pueden generar hasta 2 cúspides y que por esta nueva condición "pasaban a ser equivalentes a las placas radiales anteriores de *M. lapicida*". Sin embargo, las placas circumorales anteriores son totalmente diferentes en ambas especies, tanto en el número de placas como en el número de cúspides por placa. Strahan (com. pers., 1982) piensa que posiblemente no existen suficientes caracteres para separar ambas formas a nivel de especie; sin embargo, se diferencian notoriamente tanto en el modelo de dentición como en el desarrollo de la bolsa gular en el macho.

El modelo de dentición y sus variaciones; las características de todas las fases de desarrollo; y aspectos generales del ciclo de vida en las especies chilenas *G. australis* y *M. lapicida* prueban su gran afinidad con las especies australianas *G. australis y M. mordax*. Tales semejanzas biomorfológicas, así como su presencia exclusiva en el Hemisferio Sur y su gran separación geográfica, podrían considerarse como otra evidencia del estrecho nexo zoogeográfico que relaciona la mayor parte de la fauna marina circumaustral.

AGRADECIMIENTOS

Deseo manifestar mis sinceros agradecimientos al licenciado en Biología profesor Andrés O. Angulo, quien guió el presente estudio; al Dr. Jorge N. Artigas, director del Departamento de Zoología de la Universidad de Concepción, por la corrección del manuscrito.

Al profesor don Nibaldo Bahamonde, del Departamento de Hidrobiología del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) por facilitar parte del material utilizado en este trabajo.

Al profesor Dr. Ronald Strahan, del Australian Museum of Sydney (Australia) y al profesor Dr. Ian C. Potter, del School of Environmental and Life Sciences, de Murdoch University (Australia), por sus valiosos comentarios y el envío de la mayor parte del material bibliográfico.

A la Sra. Hedy Prosser, por dactilografiar el manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

Arratia, F.G. 1981. Géneros de peces de aguas continentales de Chile. Mus. Nac. Hist. Nat., Publicación ocasional 34, 108 Págs.

Bahamonde, N. y G. Pequeño. 1975. Peces de Chile. Lista sistemática. Mus. Nac. Hist. Nat., Publicación ocasional 21:3-20.

Bigelow, H. B. and W. C. Shröeder. 1948. Cyclostomes. Fishes of the Western North Atlantic. Mem. Sears Found for Marine Research 1 (Part 1):29-58.

Campos, C. H. 1973. Lista de peces de aguas continentales de Chile. Mus. Nac. Hist. Nat. Noticiaro Mensual 17(198-199):3-14.

Dawson, J.A. 1963. The oral cavity, the jaws and the horny teeth of *Myxine glutinosa*. In A. Brodal and R. Fänge (Eds.) The Biology of Myxine: 231-255. Oslo-Universitetsforlaget. 588 págs.

De Buen, F. 1959. Lampreas, tiburones, rayas y peces en la Estación de Biología Marina de Montemar, Chile. Rev. Biol. Mar., Valparaíso, 9(1-3):3-200.

De Buen, F. 1961. Las lampreas (Marsipobranchii o Ciclostomi) en aguas de Chile. Inv. Zool. Chilenas 7:101-124.

Delfín, F. 1899. Lista metódica de los peces de la bahía de Concepción y sus alrededores. Rev. Chilena Hist. Nat., (año 3): 176-178.

Fontaine, M., H. Damas, F. Rochon-Duvignead et J. Pasteels. 1958. Sousenbrenchement des Agnathes. Classe des Cyclostomes. Formes actuelles: Superorden des Myxinioidea et Petromyzonoidea. In: P.P. Grassé (ed.). Traité de Zoologié 13(1):15-172.

Gray, J.E. 1851. Description of a new form of lamprey from Australia, with a Synopsis of the Family. Proc. Zool. Soc. London 19:235-241.

Henckel, C. 1944. Algunas observaciones del órgano de la visión en ciclóstomos chilenos. Bol. Soc. Biol. Concepción 19:69-75.

Hopkins, C.L. and R.M. Mc. Dowall. 1970. A review of present knowledge of fishes in New Zealand fresh-waters. Proceeding Part 1 of New Zealand Water Conference. 10:1-14.

Hubbs, C.L. and I.C. Potter. 1971. Distribution, phylogeny and taxonomy. Págs. 1-65.

In: M.W. Hardisty e I.C. Potter (eds.). The Biology of lampreys 1. Academic Press, London.

Ivanova-Berg, M.M 1968. Discovery of the southern lamprey (*Geotria australis* Gray) in the Scotia Sea near Georgia Island. Journal of Ichthyology 8(1):138-141.

Mann, F.G. 1954. Vida de los peces en aguas chilenas. Instituto de Investigaciones Veterinarias. Santiago de Chile. 342 págs.

Maskell, F.G. 1929. On the New Zealand Lamprey *Geotria australis* Gray. I. Biology and life history. Trans. N.Z. Inst., 60:167-201.

Maskell, F.G. 1931. On the New Zealand lamprey, *Geotria australis* Gray. Part III. The loos of the mid-gust diverticula of the ammocoetes stage at metamorphosis. Trans. N.Z. Inst., 62:120-128.

Neira, F.J. 1982. Aspectos conductuales de *Polistotrema Decatrema* (Regan, 1912) (Myxiniformes, Myxinidae, Eptatretinae). Brenesia, Costa Rica, 19/20:181-187.

Nelson, J. 1976. Fishes of the world. John Wiley & Sons. New York, U.S.A. 416 págs.

Norman, J.R. 1937. Coast fishes. Part II. The Patagonian region. Discovery Report XVI:1-50.

Norman, J.R. 1957. A draft synopsis of the orders families and genera of recent fishes and fish-like vertebrates. Trustees of the British Museum (Natural History), London. 649 págs.

Oliver Sch., C. 1936. Notas sobre algunos marsipobranquios chilenos. Comun. Mus. Concepción 1(6):98-101.

Oliver Sch., C. 1943. Catálogo de los peces marinos del litoral de Concepción y Arauco. Bol. Soc. Biol. Concepción 17:75-126.

Oliver Sch., C. 1949. Catálogo de los peces fluviales de la provincia de Concepción. Bol. Soc. Biol. Concepción 24:51-60.

Pequeño R., G. 1977. Colecciones chilenas de peces. I catálogo de los peces marinos de la Universidad Austral de Chile. An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, Chile 10:75-94.

Potter, I.C. 1970. The life cycles and ecology of Australian lampreys of the genus *Mordacia*. J. Zool., Lond., 161:487-511.

Potter, I.C., 1980a. The Petromyzoniformes with particular reference to paired species. Can. J. Fisch. Aquat. Sci., 37(11):1595-1615.

Potter, I.C., 1980b. Ecology of larval and metamorphosing lampreys. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37 (11):1641-1657.

Potter, I.C. and R. Strahan. 1968. The taxonomy of the lampreys *Geotria* and *Mordacia* and their distribution in Australia. Proc. Linn. Soc. London 179 (2):229-240.

Potter, I.C., W.J.R., Lanzing and R. Strahan. 1968. Morphometric and meristic studies on populations of Australian lampreys of the genus *Mordacia*. J. Linn. Soc., (Zool.), 47 (313):533-546.

Potter, I.C., P.A. Prince and J.P. Croxal. 1979. Data on the adult marine and migratory phases in the life cycle of the Southern Hemisphere lamprey *Geotria australis* Gray. Env. Biol. Fish., 4(1):65-69.

Potter, I.C., R.W. Hilliard and D.J. Bird. 1980. Metamorphosis in the Southern Hemisphere lamprey, *Geotria australis*. J. Zool., Lond., 190:405-430.

Quijada, B. 1913. Catálogo ilustrado i descriptivo de la colección de peces chilenos i extranjeros. Santiago de Chile. Bol. Mus. Nac., 5(1):139.

Reed, E.C. 1897. Catálogo de los peces chilenos. An. Univ. Chile (98):653-673.

Marsipobranchs of the Order Hyperoartii. An. Mag. Nat. Hist., (8,7):193-204.

Sielfeld, W.K. 1976. Presencia de *Exomegas macrostomus* (Burmeister) (Myxini: Petromyzonidae) en aguas magallánicas. An. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile) 7:211-213.

Strahan, R. 1959. The status of *Yarra singularis* and *Geotria australis* (Petromyzonidae). J. of Roy. Soc. W. Australia 42 (part 2): 49-52.

Strahan, R. 1960. A comparison of the ammocoetes and macrophthalmia stages of *Mordacia mordax* and *Geotria australis* (Petromyzonidae). Pacific Science 14 (4):416-420.

Strahan, R. 1964. Lampreys in Australia. Australian Nat. Hist., págs. 334-336.

pancreas-like organ in the larva or the lamprey, *Mordacia mordax*. Australian J. Sci. 32(2):54-55.

Vladykov, V.D. 1955. *Lampetra zanandreai*, a new specie of lamprey from northern Italy. Copeia (3):215-223.

Vladykov, V.D. and E. Kott. 1978. A new nonparasitic species of the holaretic lamprey genus *Lethenteron* Creaser and Hubbs, 1922, (Petromyzonidae) from northwestern North America with notes on the other species of the same genus. Biol. Pap. Univ. Alaska Special Report 19,94 págs.

Vladykov, V.D. and E. Kott. 1980. Description and key to metamorphosed specimens and ammocoetes of the Petromyzonidae found in the Great Lakes Region. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37(11):1616-1625.

TABLA I. Lugares de captura de *Geotria australis* Gray y *Mordacia lapicida* (Gray) en Chile, ordenados de norte a sur (incluye registros de De Buen, 1961; Pequeño, 1977; y Arratia, 1981).

LUGAR DE CAPTURA	LATITUD	LONGITUD	LOCALIDAD MAS CERCANA AL LUGAR DE CAPTURA	*G. australis*	*M. lapicida*
Río Aconcagua	32°55'S	71°32'W	Valparaíso		+
Concón	32°55'	71°31'	Valparaíso		+
Prov. de Santiago	33°30'	70°50'	—	+	+
Estero Las Piedras					
San Fabián de Alico	36°31'	71°37'	Chillán	+	+
Bahía Coliumo	36°32'	72°56'	Dichato		+
Río Ñuble	36°39'	72°27'	Chillán		+
Península de Tumbes	36°40'	73°08'	Talcahuano	+	+
Bahía Concepción	36°42'	73°02'	Concepción	+	+
Río Andalién	36°44'	73°01'	Concepción	+	+
Estero Claro	36°49'	72°19'	Yumbel		+
Río Biobío	36°39'	73°10'	Concepción	+	+
Bahía San Vicente	36°50'	73°10'	Concepción		+
Río Carampangue	37°14'	73°17'	Arauco	+	
Río Renaico	37°39'	72°39'	Renaico		+
Río Malleco	37°44'	72°42'	Angol	+	
Río Picoiquén	37°47'	72°42'	Angol	+	
Río Huequén	37°47'	72°41'	Angol	+	
Estero Lolenco	37°51'	72°36'	Angol	+	
Río Purén	38°04'	72°53'	Purén	+	
Estero Collico	38°28'	71°40'	Malleco	+	
Lautaro	38°30'	72°20'	—	+	
Temuco	38°44'	72°36'	—	+	
Río Toltén	39°15'	73°14'	Pitrufquén		+
Río Claro	39°15'	71°58'	Pitrufquén	+	+
Isla Mainquillahue	39°25'	73°14'	Mehuín		+
Río Mehuín (El Lingue)	39°26'	73°14'	Mehuín	+	+
Río Calle Calle	39°48'	73°16'	Valdivia	+	
Estero Chan Chan	39°48'	71°59'	Valdivia	+	
Río Llanquihue	39°49'	72°06'	Valdivia		+
Corral	39°50'	73°28'	Valdivia	+	
Río Valdivia	39°52'	73°23'	Valdivia	+	
Río Toma Galeones	39°52'	73°17'	Valdivia	+	
Río Santo Domingo	39°53'	73°10°	Valdivia	+	
Osorno	40°40'	72°50'	—	+	+
Las Cruces	41°31'	73°22'	Purranque	+	
Río Maullín, Las Quemas	41°36'	73°40'	Puerto Montt	+	
Río Tucapel	41°50'	73°30'	Puerto Montt		+
Río San Juan, Península de Brunswik	53°39'	70°56'	Punta Arenas		+
Tierra del Fuego	54°00'	72°10'	—	+	

TABLA II.
Resumen de las fechas y lugares de captura de las lampreas parásitas *Geotria australis* Gray (A) y *Mordacia lapicida* (Gray) (B) en Chile.

A. *Geotria australis* Gray Geotriidae

Fase	N° EJEM.	RANGO DE LT (mm)	FECHA DE CAPTURA	LUGAR DE CAPTURA	FUENTE DE INFORMACION
1. Ammocoetes	4	67.0—53.5	Mar. 1953	Río Picoiquén, Angol	De Buen, 1961
	27	85.0—46.0	Oct. 1961	Río Las Cruces, Purranque	este trabajo
	10	85.0—74.0; 45.0—35.0	Mar. 1963	Río Carampangue, Arauco	este trabajo
	3	77.7—72.7	Ago. 1976	Río Sto. Domingo, Valdivia	este trabajo
2. Macroftalmia (temprana)	1	86.5	Mar. 1953	Río Picoiquén, Angol	De Buen, 1961
3. Macroftalmia (avanzada)	5	104.0—78.5	Jun. 1957	Desembocadura Río Valdivia, Valdivia	De Buen, 1961
	3	93.0—90.4	Ago. 1976	Río Sto. Domingo, Valdivia	este trabajo
	2	121.0—114.0	Jul. 1981	Río Andalién, Concepción	este trabajo
4. Hipermetamórfica	1	500.0	Oct. 1949	Canal adyacente al Río Malleco, Angol	De Buen, 1961
	2	488.0—463.0	Oct. 1949	Canal adyacente al Río Malleco, Angol	De Buen, 1961
	8	570.0—445.0	Oct. 1963	Temuco	este trabajo
5. Adulta	1	362.0	Feb. 1951	Estero Lolenco, Angol	De Buen, 1961
	1	445.0	Feb. 1950	Estero Lolenco, Angol	De Buen, 1961
	1	490.0	Feb. 1974	San Fabián de Alico, Chillán	este trabajo
	1	435.0	Feb. 1979	Las Quemas, Río Maullín, Pto Montt	este trabajo
	1	405.0	May. 1981	Río Andalién, Concepción	este trabajo
	1	270.0	Feb. 1977	Bahía Concepción, Talcahuano	este trabajo

TABLA II. (Continuación).

B. *Mordacia lapicida* (Gray) Mordaciidae

Fase	N° EJEM.	RANGO DE LT (mm)	FECHA DE CAPTURA	LUGAR DE CAPTURA	FUENTE DE INFORMACION
1. Ammocoetes	40	146.0—45.5	Ago. 1981	Río Andalién, Concepción	este trabajo
	43	152.0—30.0	Mar. 1982	Río Andalién, Concepción	este trabajo (datos no publicados)
2. Macroftalmia (temprana)	26	155.0—111.0	Mar. 1982	Río Andalién, Concepción	este trabajo
3. Macroftalmia (avanzada)	1	143.0	May. 1980	Bahía Concepción, Talcahuano	este trabajo
	1	175.0	Oct. 1980	Bahía Coliumo, Dichato	este trabajo
4. Hipermetamórfica	6	247.0—185.0	May. 1963	Bahía Concepción, Talcahuano	este trabajo
	1	200.0	May. 1980	Bahía Concepción, Talcahuano	este trabajo
	1	275.0	May. 1981	Bahía Coliumo, Dichato	este trabajo
5. Adulta	2	280.0—308.0	Oct. 1957	Concón, Valparaiso	De Buen, 1961
	1	280.0	Sep. 1962	Estero Claro, Yumbel	este trabajo
	1	313.0	1963	Cocharcas, Río Ñuble, Chillán	este trabajo
	1	540.0	Dic. 1976	Río San Juan, Pen. Brunswick, Magallanes	Sielfeld 1976
	1	278.0	Nov. 1981	Río Toltén, Pitrufquén	este trabajo

TABLA III. Rango y media de los datos morfométricos obtenidos de las larvas ammocoetes de *Geotria australis* Gray y *Modacia lapicida* (Gray).

	Geotria australis		*Mordacia lapicida*	
	n= 40		n= 40	
MEDIDAS	RANGO	MEDIA	RANGO	MEDIA
L.T. (mm)	85.0 - 35.0	61.1	146.0 - 45.5	88.5
d-a (mm)	65.5 - 27.5	48.7	119.0 - 37.9	72.9
$\frac{d\text{-}B_1}{L.T.}$ %	11.4 - 6.4	8.5	10.5 - 7.3	8.8
$\frac{B_1\text{-}B_7}{L.T.}$ %	15.5 - 9.7	11.7	15.5 - 10.3	12.7
$\frac{B_7\text{-}a}{L.T.}$	77.1 - 52.5	58.9	63.6 - 59.0	61.6
$\frac{a\text{-}c}{L.T.}$ %	23.9 - 15.2	20.2	20.0 - 14.5	17.4
$\frac{d\text{-}a}{L.T.}$ %	85.7 - 76.0	80.0	86.8 - 78.4	82.7
Miómeros del tronco	76 - 66	71	83 - 76	79

TABLA IV. Rango y media de los datos morfométricos y merísticos obtenidos de *Geotria australis* Gray en fase macroftalmia y de *Mordacia lapicida* (Gray) en fases macroftalmia temprana y avanzada.

	Geotria australis		*Mordacia lapicida*			
	Macroftalmia n=5		TEMPRANA Macrof. n=26		AVANZADA Macrof. n=2	
MEDIDAS	RANGO	MEDIA	RANGO	MEDIA	RANGO	MEDIA
L.T. (mm)	121.0 — 90.4	101.9	155.0 — 111.0	132.0	175.0 — 143.0	159.0
d — a (mm)	90.8 — 66.4	76.5	128.0 — 91.0	109.3	145.0 — 119.0	132.0
$\frac{d - B_1}{L.T.}$ %	12.1 — 10.0	11.0	11.3 — 8.0	9.6	12.6 — 11.7	12.1
$\frac{B_1 - B_7}{L.T.}$ %	8.5 — 7.9	8.3	11.0 — 8.3	9.7	10.7 — 9.9	10.3
$\frac{B_7 - a}{L.T.}$ %	59.9 — 52.4	56.5	65.1 — 61.0	63.3	77.1 — 60.8	68.9
$\frac{a - c}{L.T.}$ %	26.5 — 23.7	24.9	19.0 — 16.5	18.0	17.4 — 16.8	17.1
$\frac{d - a}{L.T.}$ %	76.2 — 73.4	75.0	83.6 — 80.7	81.7	83.2 — 82.8	83.0
$\frac{d}{d - B_1}$ %	55.3 — 50.4	52.6	49.6 — 31.8	39.8	67.9 — 62.5	65.2
$\frac{d - o}{d - B_1}$ %	26.6 — 22.3	24.4	63.1 — 46.4	56.5	57.1 — 55.6	56.3
Ab (mm)	4.7 — 3.1	3.8	9.4 — 6.6	8.2	11.1 — 7.7	9.4
At (mm)	5.0 — 3.3	4.0	8.1 — 5.9	7.1	8.6 — 7.4	8.0
ld_1 (mm)	11.0 — 8.3	9.5	15.0 — 8.6	11.4	11.7 — 8.8	10.2
ld_2 (mm)	17.0 — 11.9	13.7	—	—	—	—
ld_2—c (mm)	—	—	44.0 — 33.0	38.7	48.7 — 39.0	43.8
hd_1 (mm)	2.0 — 1.5	1.7	2.7 — 1.3	1.7	3.0 — 2.3	2.6
hd_2 (mm)	2.5 — 2.3	2.4	3.0 — 2.0	2.5	4.8 — 4.0	4.4
d_1—d_2 (mm)	9.4 — 6.4	7.7	18.3 — 10.0	14.4	19.6 — 14.0	16.8
d_2—c (mm)	6.6 — 2.5	4.3	—	—	—	—
Miómeros del tronco	76 — 72	74	84 — 78	81	79	79

TABLA V. Rango y media de los datos morfométricos y merísticos obtenidos de *Geotria australis* Gray y *Mordacia lapicida* (Gray) en fase hipermetamórfica.

	Geotria australis n=8		*Mordacia lapicida* n=8	
MEDIDAS	RANGO	MEDIA	RANGO	MEDIA
L.T. (mm)	570.0 — 445.0	504.1	275.0 — 185.0	220.0
d — a (mm)	410.0 — 355.0	378.4	237.0 — 159.0	187.0
$\frac{d - B_1}{L.T.}$ %	9.9 — 8.3	9.1	15.0 — 11.6	13.2
$\frac{B_1 - B_7}{L.T.}$ %	10.0 — 8.3	8.9	11.1 — 9.3	10.4
$\frac{B_7 - a}{L.T.}$ %	61.5 — 51.0	56.6	75.6 — 59.0	63.0
$\frac{a - c}{L.T.}$ %	31.1 — 21.1	25.2	18.0 — 13.8	16.0
$\frac{d - a}{L.T.}$ %	75.6 — 58.4	64.4	86.9 — 83.6	85.0
$\frac{d}{d - B_1}$ %	78.8 — 68.4	74.7	73.4 — 55.7	66.0
$\frac{d - o}{d - B_1}$ %	33.9 - 27.1	30.1	69.3 — 50.4	60.0
Ab (mm)	23.0 — 18.9	21.9	15.6 — 11.0	12.2
At (mm)	20.0 — 19.0	19.6	14.0 — 9.2	11.0
ld_1 (mm)	53.0 — 39.5	45.8	23.0 — 15.7	18.0
ld_2 (mm)	73.0 — 54.0	63.1	—	—
ld_2—c (mm)	—	—	71.8 — 48.0	60.2
hd_1 (mm)	9.2 — 7.5	8.4	5.2 — 2.0	3.4
hd_2 (mm)	19.5 — 13.0	15.3	7.7 — 5.0	6.3
d_1—d_2 (mm)	47.0 — 34.0	39.7	28.2 — 17.8	21.8
d_2—c (mm)	33.0 — 17.0	23.9	—	—
Miómeros del tronco	78 — 70	74	83 — 78	81

TABLA VI. Rango y media de los datos morfométricos y merísticos obtenidos de *Geotria australis* Gray y *Mordacia lapicida* (Gray) en fase adulto maduro sexualmente.

	Geotria australis n=4		*Mordacia lapicida* n = 3	
MEDIDAS	RANGO	MEDIA	RANGO	MEDIA
L.T. (mm)	490.0 — 270.0	400.0	313.0 — 278.0	290.3
d — a (mm)	375.0 — 207.4	316.8	264.0 — 231.0	243.3
$\frac{d - B_1}{L.T.}$ %	20.2 — 11.9	15.5	17.0 — 10.6	14.3
$\frac{B_1 - B_7}{L.T.}$ %	11.8 — 8.9	10.2	12.1 — 9.9	10.9
$\frac{B_7 - a}{L.T.}$ %	59.7 — 47.6	54.6	60.7 — 57.8	59.0
$\frac{a - c}{L.T.}$ %	23.4 — 16.1	19.2	17.1 — 14.9	15.6
$\frac{d - a}{L.T.}$ %	83.9 — 68.7	76.5	84.5 — 82.5	83.7
$\frac{d}{d - B_1}$ %	79.0 — 70.7	75.4	67.6 — 57.4	64.1
$\frac{d - o}{d - B_1}$ %	55.5 — 38.4	48.3	67.0 — 58.9	63.8
Ab (mm)	25.0 — 21.0	22.9	38.0 — 13.3	29.4
At (mm)	26.8 — 19.2	21.5	14.4 — 12.9	13.9
ld_1	43.7 — 19.3	33.8	26.0 — 17.5	20.6
ld_2	57.0 — 26.0	41.6	—	—
ld_2—c (mm)	—	—	93.0 — 71.0	78.6
hd_1 (mm)	8.5 — 7.0	7.7	6.8 — 3.8	5.2
hd_2 (mm)	14.0 — 10.0	12.0	8.2 — 7.7	7.9
d_1—d_2 (mm)	31.2 — 17.5	25.3	32.3 — 27.5	29.4
d_2—c (mm)	16.0 — 10.3	13.6	—	—
Miómeros del tronco	78 — 75	76	84 — 78	81

TABLA VII.- Variación del número de cúspides en las láminas orales y linguales del aparato bucal de *Geotria australis* Gray durante sus estados postlarvales. Las cifras entre paréntesis van precedidas de la moda.

	LAMINAS ORALES		LAMINAS LINGUALES	
FASES	CUSP.* LS	CUSP. LI	CUSP. LLT	CUSP. LLL
Macroftalmia (n=5)	4	9 (10-9)	3	4
Hipermetamórfica (n=8)	4	10 (15-9)	3	4
Adulto (n=4)	4	11 (11-9)	2	4

*: Número de cúspides.

TABLA VIII.

Variación del número de placas dentarias y cúspides por placa del aparato bucal de *Mordacia lapicida* (Gray) durante sus estados postlarvales. Las cifras entre parentesis van precedidas de la moda.

	LAMINAS LINGUALES				LAMINAS ORALES				SERIE CIRCUMORAL*							
	LLT		LLL		LS		LI		CAM	CA		CL		CP	
FASES	N°	CUSP.**	N°	CUSP.	N°	CUSP.	N°	CUSP.	N°	N°	CUSP.	N°	CUSP.	N°	CUSP.
Macroftalmia avanzada (n=2)	1	Multi***	2	Multi	2	3	1	9	—	4	3	4	4	7	3(4-3)
Hipermetamórfica (n=8)	1	Multi	2	Multi	2	3	1	9(13-9)	1	4	3(4-3)	4	4(5-3)	6	3(4-3)
Adulto (n=3)	1	2	2	10(15-9)	2	3	3	3	1	4	3(3-2)	4	3(4-3)	6	3(4-3)

* : Los números de placas y cúspides de la serie circumoral corresponden a la mitad izquierda del aparato bucal de cada ejemplar.

** : Número de cúspides.

*** : Multicúspides.